

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Kristýna Kunclová

Lateralita v sociálním a lokomočním chování prasat domácích (*Sus scrofa f. domestica*)

Laterality in social and locomotory behaviour of domestic pigs (*Sus scrofa f. domestica*)

Diplomová práce

Školitel: Doc. RNDr. Marek Špinka, Csc.

Praha, 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 13. 8. 2018

Podpis

Poděkování

Ráda bych poděkovala především svému školiteli Doc. RNDr. Marku Špinkovi CSc. za jeho cenné rady a pomoc obzvláště při analýze dat. I za jeho přátelský přístup, kterým mě vždy dovedl nadchnout pro věc. Dále bych chtěla poděkovat svému příteli a paní Reylliové a paní Battagliové, že mě obzvláště v posledních dnech velice podporovali.

Abstrakt

Cílem této diplomové práce je zjistit, zda prasata projevují lateralitu v sociálním chování, a to zejména lateralitu rotačních pohybů v herním chování a při sociálních interakcích a dále prozkoumat, jak je tato lateralita ovlivněna dalšími faktory, obzvláště možností hravého chování v ontogenezi, personalitou a dalšími sociálními i mimosociálními faktory. Případně zda se zjištěná míra laterality mění v závislosti na sociální situaci (hra/agrese) a je ovlivněna příslušností k vrhu.

Toto chování jsem zkoumala pro 64 prasat z 16 vrhů z videonahrávek sociálního chování. Pro každé prase jsem zaznamenávala prováděný herní prvek a preferenční stranu.

Pro individuální herní prvky jsem nezjistila žádnou preferenci rotace na úrovni populace a pouze slabou tendenci individuální laterality. Pro sociální herní prvky jsem prokázala slabou populační tendenci pro preferenci vlevo avšak pouze pro skupinu více si hrajících prasat.

Hlavním přínosem této práce je zjištěná symetrie v provádění individuálních herní prvků, a naopak zjištěná lateralita na úrovni populace pro sociální herní chování. Jelikož lateralita hravého chování zatím zkoumána nebyla je možné, že tato symetrie je pro individuální herní prvky typická a může mít hlubší význam. Naopak stranová preference v sociálním chování živočichů je známá, ačkoliv zatím byla zaznamenána jen pro dvojici matka-mládě, je tudíž možné že se tato preference neuplatňuje jen v tomto vztahu, ale v sociálním chování obecně. Tato problematika by určitě zasloužila další zkoumání.

Klíčová slova: lateralita, sociální chování, rotace, hra, agrese, prasata

Abstract

The aim of this diploma thesis is to find out whether pigs exhibit laterality in social behavior, especially the laterality of rotational movements in game behavior and social interactions. We aimed also to explore how this laterality is influenced by other factors, especially the possibilities of playful behavior in ontogenesis, personality and others social and non-social factors. Alternatively, whether the degree of laterality determined varies depending on the social situation (game / aggression) and whether is influenced by the litter.

I have investigated this behavior for 64 pigs in 16 litters from videotapes of their social behavior. For each pig, I recorded the playing element and the preferential side.

For individual game elements I did not find any preference for rotation at the population level and only a slight tendency for individual laterality. For social game elements, I have shown a weak population tendency to prefer left side, but only for a group of more playing pigs.

The main contribution of this work is the symmetry found in the implementation of individual game elements and, on the contrary, the observed laterality at the population level for social game behavior. Since the laterality of playful behavior has not yet been investigated, it is possible that this symmetry is typical for individual game elements and may have deeper significance. On the other hand, the side preference in the social behavior of animals is known, although it has been recorded only for a mother-infant a couple, so it is possible that this preference does not apply only to this relationship, but to social behavior in general. This issue certainly deserves further investigation.

Keywords: laterality, social behavior, rotation, game, aggression, pig

Obsah

Abstrakt	4
Abstract	5
Úvod	8
Literární přehled.....	9
Lateralita obecně.....	9
Vývoj laterality v evoluci.....	9
Adaptivní funkce lateralizovaného chování	10
Teorie o dědičnosti lateralizace.....	10
Lateralita rotačních pohybů	11
Individuální a populační lateralita rotačních pohybů.....	11
Rotace celého těla	12
Rotace jednotlivých částí těla.....	12
Neuroanatomická podstata laterality rotačních pohybů	12
Hravé chování.....	13
Druhy herního chování	14
Faktory ovlivňující hru u prasat	15
Cíle diplomové práce	16
Cíle	16
Hypotézy	16
Metodika	17
Zvířata a nahrávání	17
Sběr dat	18
Prvky herního chování a jejich definice.....	19
Individuální (lokomoční) herní prvky.....	19
Sociální prvky herního/agresivního chování	21
Analýza dat	22
Individuální prvky	22
Sociální prvky.....	23
Výsledky.....	25
Individuální prvky herního chování	25
Individuální lateralita.....	25
Populační lateralita.....	28
Souvislost laterality herních prvků	28
Shoda uvnitř vrhů	29
Ovlivnění laterality zkušeností s hravým chováním v ontogenezi.....	29

Sociální herní chování.....	30
Individuální lateralita.....	30
Populační lateralita a její ovlivnění.....	33
Ovlivnění laterality ontogenezí	35
Sociální agresivní chování.....	36
Individuální lateralita.....	36
Populační lateralita.....	38
Vliv počtu prvků na lateralitu	40
Ovlivnění laterality ontogenezí	40
Porovnání sociálního herního a agresivního chování.....	40
Test opakovatelnosti	41
Diskuze	43
Individuální (lokomoční) prvky chování	43
Lateralita na individuální a populační úrovni	43
Aspekty ovlivňující lateralitu	45
Sociální prvky chování	46
Sociální herní chování.....	46
Sociální agresivní chování.....	47
Závěr	48
Zdroje	49

Úvod

Lateralita z hlediska neurofyzilogického, vývojového i behaviorálního velice dobře prozkoumaným jevem a dnes jsou prakticky od každé fylogeneticky důležité skupiny živočichů známy příklady jejího projevu (Wiper 2017). V minulosti však byla lateralita zkoumána hlavně z hlediska preference končetiny ve vztahu k vývoji jazyka a celkově evoluci člověka (Rogers 2009), z tohoto důvodu další aspekty laterality, jako například lateralita rotačního chování, nejsou tak důkladně prozkoumány.

Jen velmi málo studií se doposud věnovalo lateralitě rotačního chování v sociálních interakcích obecně a zatím žádná studie nezkoumala lateralitu ve hře, a to i přes to, že hravé chování obecně je dnes velice živým tématem a individuální (lokomoční) i sociální druhy hravého chování obsahují mnoho herních prvků zahrnujících rotaci (Oliveira et al. 2010a),(Rauw 2013), (Petrů et al. 2008).

Zatím ojedinělé studie, zabývající se stranovou preferencí v sociální chování, jsou studie primárně zkoumající vztah matka-mládě (Karenina et al. 2017). Bylo by zajímavé prozkoumat, zda se tato preference pro vnímání matky levým okem bude projevovat i v jiných sociálních interakcích.

Proto bych se ve své diplomové práci chtěla zaměřit hlavně na lateralitu rotačních pohybů v souvislosti se sociálním chováním, lateralitu individuálních herních prvků chování, zjistit, zda se u prasat projevuje na individuální nebo populační úrovni a jaké jsou aspekty, které ji ovlivňují. Zároveň bych ráda zjistila, zda se lateralita mění v závislosti na sociálnosti tohoto chování (zda se bude lišit u individuálních a sociálních herních prvků) a typu sociální interakce a zda na expresi laterality bude mít vliv zvýšená možnost hravého chování v ontogenezi.

Literární přehled

Lateralita obecně

V této kapitole bych ráda uvedla poznatky týkající se laterality obecně. Teorie o jejím vzniku, adaptivní hodnotě pro jedince a jejím vývoji. V dalších kapitolách se zaměřím na konkrétní aspekty laterality rotačního chování a stranové preference v sociálním chování.

Lateralita je přednostní používání určitého párového orgánu, ať už se jedná o orgán smyslový (např. oko – senzorická lateralita), nebo motorický (např. ruka). Pravorukost a s ní spojené jevy jsou vůbec nejčastějším zkoumaným příkladem laterality (Rogers and Andrew 2002). Lateralita je vnějším projevem mozkové lateralizace, což je rozdíl ve funkci, struktuře nebo regulaci dějů mozkových hemisfér nebo částí jim odpovídajících. Příkladem je asymetrie v nigrostriatálním systému savců, jejímž vnějším projevem je rotace těla (Glick and Shapiro 1985). Může se projevovat na individuální (specifická pro daného jedince) a populační úrovni (pokud je pro určité chování v populaci shodná preference).

Vývoj laterality v evoluci

Lateralizované chování bylo, ať už na úrovni populační nebo individuální, prokázáno u mnoha druhů zvířat a je prokázáno dokonce i u bezobratlých živočichů (Wiper 2017), (Jozet-Alves et al. 2012). Ačkoliv ještě před pár lety panoval obecný názor, že mozková lateralizace je jedinečná pro člověka a vyvinula se zhruba před 2,5 miliony lety v evoluci hominidů a je spojena s vývojem výroby a používání nástrojů (Corballis 2003). V dnešní době je známo mnoho druhů živočichů, kteří projevují mozkovou lateralizaci projevující se preferencí končetiny po různé druhy chování (MacNeilage et al. 1987), (Macneilage et al. 1991) i mozkovou lateralizací nesouvisející s preferencí končetiny (Rogers 2009), (Vallortigara 2006a). To vede k teoriím, že základní vzor mozkové lateralizace jsme zdělili od společného předka strunatců, ačkoliv se mohl u některých skupin organismů druhotně změnit nebo úplně ztratit (Rogers and Andrew 2002).

Tento základní vzor mozkové lateralizace se pravděpodobně projevuje specializací pravé mozkové hemisféry na zaznamenání a zpracování neočekávaných stimulů, orientaci v prostoru a při projevování emocí (obzvláště negativních emocí). Levá mozková hemisféra byla pravděpodobně specializovaná na kategorizaci stimulů, kontrolní funkci vzorů chování ve známé situaci a komunikaci (MacNeilage et al. 2009). Podle této teorie v potenciálně nebezpečných situacích řídí funkce chování spíše pravá mozková hemisféra spojená s levým okem/končetinou, což bylo zaznamenáno u několika druhů zvířat (Rogers 2000), (Vallortigara et al. 1998). Vývoj této mozkové asymetrie pravděpodobně probíhal tak, že pravá mozková hemisféra převzala kvůli vyšší rychlosti zpracování podnětů kontrolu nad chováním při neočekávaných situacích (MacNeilage et al. 2009), (Rogers and Andrew 2002).

Zjištění, zda-li se tato asymetrie bude projevovat i při agresivním chování prasat, je jedním z cílů této práce

Adaptivní funkce lateralizovaného chování

Jelikož je zaznamenána celá řada živočichů projevujících ve svém chování lateralizaci, je pravděpodobné, že její původ je evolučně starobylý a přináší významný příspěvek k biologické kondici živočichů (Vallortigara and Versace 2017). Výhodnost lateralizace může spočívat v několika aspektech

1. Rychlejší reakce na podněty. Chování, které je kontrolováno symetricky v obou mozkových hemisférách, je díky přenosům informací mezi hemisférami projevováno se zpožděním. Je tudíž výhodnější, když je chování kontrolováno jen v jedné mozkové hemisféře (Corballis 2009), (Ringo et al. 1994).
2. Zvýšení neurální kapacity mozku. Vzhledem k tomu, že by bylo zbytečné, aby jeden aspekt chování kontrolovaly obě mozkové hemisféry je pro organismus výhodnější, pokud se na jeden aspekt chování specializuje dokonale jen jedna. Druhá hemisféra se může specializovat na jiný aspekt chování což vede ke zvýšení neurální kapacity mozku (Levy 1977).
3. Pomáhá zabránit duplicitám funkcí v obou mozkových hemisférách a tím usnadňuje současné zpracování více typů podnětů (Güntürkün et al. 2000).

Asymetrie je přirozená vlastnost živých organismů a projevuje se pro různé aspekty chování. Zdá se, že jako výhoda se projevuje pro složitější druhy chování, které řídí jedinec sám a nepodléhá ovlivnění vnější situací (Corballis 1989), (Corballis 2009).

V souladu s touto teorií o výhodnosti mozkové lateralizace jsou zjištěny, že lateralizovaní jedinci si v řadě úkolů vedou lépe než jedinci nelateralizovaní (Vallortigara 2006b), (McGrew and Marchant 1999), (Nalçacı et al. 2001).

Máme již mnoho poznatků o výhodnosti lateralizace na zdatnost jedinců v průběhu evoluce, o přínosu vývoje lateralizace na úrovni populace je však informací zatím velmi málo (Wiper 2017).

Teorie o dědičnosti lateralizace

Zaznamenaná shoda individuální lateralality mezi příbuznými jedinci ukazuje na to, že lateralizované chování je alespoň z části dědičné. Z toho vychází řada autorů a navrhuje teorii o dědičnosti lateralality (Corballis 2009). Podle ní existují dvě alely genu, jedna předává dál pravděpodobnost preference vpravo, druhá která iniciuje směr čistě náhodným směrem (Annett 2002). Další teorie je velice podobná, jen předpokládá že jedinci s oběma alelami iniciujícími pravděpodobný směr preference vpravo budou vždy pravoručí (Corballis 2009).

Ačkoliv je dědičnost lateralizace vypořádávána i u mnoha druhů živočichů (Hopkins et al. 2013), tyto modely řeší jen mozkovou lateralizaci u lidí ve vztahu k preferenční končetině. Tato problematika by tak vyžadovala další zkoumání aby se mohlo prokázat zda lze tyto genetické teorie o vývoji lateralit aplikovat i na lateralizované chování obecně (Corballis 2009).

Rovněž se zdá, že lateralita je ovlivněna i jinými faktory než samotnou genovou regulací, například pohlavními hormony (Pfannkuche et al. 2009), polohou ve vajíčku (Rogers 2014) či například neobvyklou manipulací v ontogenezi (Tang and Verstynen 2002).

Jelikož byl vliv neobvyklé manipulace a rozdílných podmínek v ontogenetickém vývoji na projevenou lateralitu prokázán v několika výzkumech (Denenberg 1981), (Sherman et al. 1980). Ráda bych ve své diplomové práci zjistila, zda se lateralita v hravém chování liší podle zkušeností s hravým chováním v ontogenetickém vývoji jedinců.

Lateralita rotačních pohybů

Dle dosavadních zjištění nebyla souvislost lateralit rotačních pohybů s dalšími aspekty lateralit definitivně potvrzena ani vyvrácena a zřejmě se liší v rámci jednotlivých druhů i situací, stimulujících rotační pohyby (Yazgan et al. 1996), (Laska and Tutsch 2000). V případech, kdy byla zjištěna souvislost, se většinou jednalo o důsledek fyziologického projevu lateralizace, např. preferenční používání silnější končetiny (Golomer et al. 2009), případně dominantního z párových sensorických orgánů (Westergaard and Suomi 1996).

Z hlediska základního dělení můžeme rozlišit lateralitu rotačních pohybů na individuální a populační, dále pak rozlišujeme rotační pohyby na úrovni rotace celého těla a na úrovni rotace jednotlivých částí těla.

Individuální a populační lateralita rotačních pohybů

Lateralita se může projevovat na individuální úrovni (pokud je specifická pro jedince) nebo populační úrovni (pokud je lateralita shodná pro více jedinců v populaci).

Individuální lateralita rotačních pohybů může být, stejně jako lateralita obecně, ovlivněna např. ontogeneticky (Canning et al. 2011) - u některých druhů byla pozorována výrazná lateralita rotačního chování v juvenilním období, zatímco v dospělosti její výskyt výrazně klesá (Uziel et al. 1998), pohlavím (Westergaard et al. 1996) či vrozenými asymetriemi centrální nervové soustavy (Filgueiras and Manhães 2004). Byla také popsána řada dalších individuálních rozdílů v chování jedinců, které se vyskytují spolu s individuální lateralitou, např. u potkanů jsou pravostranně orientovaní jedinci více aktivní (Glick and Ross 1981), koně s levostrannou orientací vykazují vyšší plachost (Austin and Rogers 2007).

Individuální lateralita rotačních pohybů se může projevovat a měnit v závislosti na řadě vnějších faktorů. Jedním z hlavních faktorů je sociální chování, v jehož kontextu se může preference směru rotace zcela změnit. Jsou popsány případy, kdy má ve skupině zvíře zcela opačné rotační preference, než pokud je drženo o samotě (Sobel et al. 1994). Naopak se neprokázal vliv environmentálních podmínek v průběhu vývoje na lateralitu rotačního chování (Uziel et al. 1996).

Rotace celého těla

U suchozemských savců se rotační pohyby celého těla projevují v podstatě jen v horizontální rovině – celé tělo se otáčí kolem své vertikální osy, u vodních a létajících savců může být, díky jejich pohybu v 3D prostoru, rotace vedena i kolem horizontální (transverzální) osy těla (citace). U člověka je, díky jeho vzpřímenému postoji, transversální osa zároveň osou vertikální a liší se od ostatních druhů ve vnímání směru rotace ve smyslu pravo/levém, resp. po a protisměru hodinových ručiček, přestože směr rotace vzhledem k transversální ose je stále stejný.

Rotace jednotlivých částí těla

Lateralita rotačních pohybů jednotlivých částí těla se může projevovat jak ve vertikální (především pohyb ocasu), tak v horizontální (především pohyb hlavy) ose těla (Westergaard et al. 1998), (Quaranta et al. 2007).

Neuroanatomická podstata laterality rotačních pohybů

Za neuroanatomickou podstatu laterality rotačních pohybů u savců jsou považovány hemisférické rozdíly v dopaminergních neuronech nigrostriatálního systému (Gordon et al. 1994). Bylo popsáno kontralaterální (k preferovanému směru rotace) zvýšení koncentrace dopaminu v corpus striatum (Löschner 2010). Toto potvrzuje řada studií převážně na potkaních, kdy jednostranným poškozením nigrostriatálního systému indukovanou lézí (Glick and Shapiro 1985) či chemicky pomocí látek narušujících dopaminergní přenos v nigrostriatálním systému (Ungerstedt and Arbuthnott 1970) došlo k indukci rotačních pohybů či stranové preference ipsilaterálně k narušené hemisféře, s intenzitou korelující velikosti léze či rozsahu chemického poškození (Glick and Cox 1978). Popsán byl také vliv ethanolu v raně postnatálním období u myši na rozvoj lateralizace rotačních pohybů, jehož podání vedlo k preferenci rotace vpravo a k zvýšené míře laterálního chování obecně (Filgueiras et al. 2009).

Vliv dopaminergního nigrostriatálního systému na lateralitu je popsán u lidských pacientů trpících Parkinsonovou chorobou s vyšším narušením nigrostriatálního systému na jedné z hemisfér. U těchto pacientů byla, stejně jako u potkanů, pozorována preference rotace ipsilaterálně k hemisféře s vyšším poškozením dopaminergního systému (Bracha et al. 1987). Souvislost laterality rotačních pohybů s dopaminergním systémem byla popsána v řadě případů byla však podmíněna několika

faktory, především nutností vizuální stimulace (Mohr et al. 2004). U lidí byla také popsána korelace mezi asymetrií objemu mozečku a putamen a preferenční ipsilaterální rotací (Yuan et al. 2014).

Dalším pozorovaným faktorem, který by mohl mít vliv na savčí lateralitu rotačních pohybů, je velikost corpus callosum. Myši s méně vyvinutým či nevyvinutým corpus callosum vykazovaly vyšší tendenci k lateralizaci, nicméně velikost corpus callosum ovlivňovala pouze míru lateralizace rotačních pohybů, nikoliv však preferovaný směr rotace (Filgueiras et al. 2004).

Hravé chování

Pravděpodobnou příčinou častého výskytu hravého chování u savců je vysoký stupeň encefalizace (Byers and Walker 1995), (Iwaniuk et al. 2001). Díky jejich relativně dlouhému životu a ontogenezi se také může hra u savců nejvíce projevit, neboť hravé chování se vyskytuje převážně u savců s věkem jeho intenzita klesá (Pal 2010). Hra a herní prvky byly však pozorována u mnoha dalších živočišných druhů včetně bezobratlých živočichů (Oliveira et al. 2010b), (Kuba et al. 2006), (Burghardt 2005).

Ačkoliv je většinou na první pohled snadné odhalit hravé chování, je těžké jej přesně definovat. Dlouho byla uznávána definice hravého chování jako „chování bez zjevného účelu“. V posledních letech se však nejvíce uplatňuje definice hravého chování podle (Burghardt 2005). Podle něho lze hravé chování určit podle 5 kritérií:

1. Hravé chování není prováděno za konkrétním účelem, prvky hravého chování nemají v aktuálním kontextu vliv na přežití jedince.
2. Jedinci jej projevují spontánně bez donucení, záměrně. Zdá se, že je jim příjemné.
3. Prvky chování v herním chování se liší od prvků prováděných v neherním kontextu. Často jsou prováděny přehnaně či v jiném pořadí.
4. Prvky herního chování jsou často opakovány, nejedná se však o stereotypní chování.
5. Hravé chování jedinci předvádí pouze pokud jsou v bezpečí, netrpí hladem ani aktuální nepohodou.

Jelikož je hravé chování pro jedince náročné na energii a často i nebezpečné (vyšší riziko zranění, predace) a i protože se hra nejčastěji vyskytuje v období vývoje živočichů, kdy se diferenciuje svalová vlákna a dochází k rozvoji psychomotorických funkcí (Byers and Walker 1995), je

pravděpodobné, že má hra určitou adaptivní funkci v chování živočichů (Palagi 2007). Nejznámější teorie o této možné funkci jsou

1. Teorie o tréninku pohybových dovedností: podle této teorie má hra v ontogenetickém vývoji vliv na vývoj svalů a zdokonalení motorických dovedností v dospělosti (Byers and Walker 1995).
2. Teorie sebehodnocení: podle této teorie je hra pro zvíře důležitým prvkem chování, při kterém může zhodnotit svoji sílu v kontaktu s ostatními jedinci ve skupině, aniž by muselo dojít k vážnému střetu, případně zkouší svoji zdatnost v pohybu nebo hře s objektem (THOMPSON 1996) (Mancini and Palagi 2009).
3. Teorie o socializační funkci hry: podle této teorie díky hře navazují jedinci kontakt s ostatními členy skupiny, což jim pomáhá v zdokonalování komunikace mezi jedinci, určují hierarchii, zlepšují vzájemné vztahy (THOMPSON 1996).
4. Teorie nácviku na nečekané události: podle této teorie slouží hra zvířatům k nácviku reakce na nečekané události, které mohou v průběhu života jedince nastat, např. útok predátora (Spinka et al. 2001).

Žádné teorie zatím nebyla jednoznačně prokázána a zdá se pravděpodobné že hra má více různých funkcí, které se mohou lišit podle druhu ale i jedince (Oliveira et al. 2010a).

Druhy herního chování

Herní chování se obvykle dělí na tři kategorie

1. Sociální hra: Sociální hrou rozumíme interakci minimálně dvou jedinců, kteří vzájemně reagují na chování druhého. To umožňuje zvířatům rozvíjet sociální dovednosti a lépe se integrovat do skupiny. Jedná se především o hravý souboj (Spinka et al. 2001).
2. Individuální (lokomoční) hra: Je herní chování, při kterém jedinec nutně nemusí přicházet do kontaktu s jiným jedincem ani objektem. Jedná se hlavně o prvky chování zahrnující otočky, pobíhání, poskakování (Oliveira et al. 2010a).
3. Hra s objekty: Při ní si zvíře hraje s neživým objektem (Bekoff and Byers 1998).

Tyto kategorie se však částečně prolínají a také autoři se často neshodnou, do jaké kategorie některé prvky patří, což platí např. pro hravé pobíhání.

Jak jsem již zmiňovala výše, jednou z charakteristik herního chování je přebírání prvků chování dosud používaných v jiných kontextech chování, např. sexuální, antipredační, agresivní (Bekoff and

Allen 1997). Tyto prvky jsou však v hravém chování prováděny v jiných sekvencích, časování i struktuře, což vede k velké variabilitě hravého chování.

Faktory ovlivňující hru u prasat

V této podkapitole bych se ráda zaměřila na hravé chování a faktory, které jej ovlivňují a které mohou ve své diplomové práci pozorovat.

Na hravé chování prasat může mít vliv několik faktorů. Jedním z nejvýznamnějších faktorů je věk, prasata si v přirozeném prostředí nejvíce hrají v prvních šesti týdnech věku, poté počet herních prvků klesá s věkem zvířete (Newberry et al. 1988). Naopak se neprokázala jasná souvislost herního chování a pohlaví, obecně se zdá, že hravé chování projevují spíše samci (Auger and Olesen 2009) u prasat jsou však výsledky studií na toto téma zatím protichůdné (Newberry et al. 1988),(Brown et al. 2015a).

Prokázal se vliv obohaceného prostředí na hru s objektem, ačkoliv se neprokázal vliv na sociální a individuální (lokomoční) hru (Yang et al. 2018). Předchozí studie naopak prokázaly, že zvířata chovaná v obohaceném prostředí vykazují vyšší míru přirozeného chování, jako je lokomoční i sociální hra a zároveň projevují méně agonistických interakcí po odstavu (Martin et al. 2015). Chaloupková proto navrhuje, že zkušenost s hravým chováním v ontogenezi může mít významný vliv na agonistické chování prasat v dospělosti. Přijde mi proto zajímavé zjistit, zda zvýšená možnost hravého chování v ontogenezi bude mít vliv na lateralitu hravého a agonistického chování.

Zdá se, že hravé chování prasat ovlivňuje i příslušnost k vrhu. V několika studiích byl prokázán vliv vrhu na individuální (lokomoční) hru i na sociální hru (konkrétně na hravý souboj), a to před odstavem i po odstavu prasat (Brown et al. 2015b), (Brown et al. 2018). Ve své diplomové práci bych ráda ověřila, zda má příslušnost k vrhu vliv i na lateralitu hravého chování.

Cíle diplomové práce

Lateralita byla prokázána v mnoha aspektech chování živočichů včetně sociálního chování. Ze sociálního chování však byla nejvíce zkoumána stranová preference pro kontakt ve vztahu matka-mládě. Ve své diplomové práci jsem se tudíž zaměřila na jiný aspekt sociálního chování, a to na hravé a agresivní chování.

Cíle

Mým hlavním cílem bude zjistit zda

1. Prasata projevují v hravém/agresivním chování individuální a populační lateralitu.
2. Je míra nebo směr individuální a populační lateralit ovlivněn dalšími aspekty jako jsou
 - Druh herních prvků
 - Ontogenetický vývoj jedince
 - Typ sociální interakce
 - Příslušnost k vrhu

Hypotézy

1. Prasata projevují v sociálních interakcích individuální lateralitu rotačních pohybů.
2. Individuální lateralita rotačních pohybů prasat při hravém chování je ovlivněna jejich předchozí zkušeností s hravými interakcemi v ontogenetickém vývoji.
3. Individuální lateralita zvířat se mění v závislosti na typu sociální interakce. Při agresivních interakcích budou prasata vykazovat jiný směr/míru lateralizovaného chování než při hravých interakcích.
4. Při agresivních interakcích mezi selaty se útočící i bránící se jedinec snaží natočit tak aby soupeře viděl přednostně levým okem – spojeným s pravou mozkovou hemisférou, protože pravá mozková hemisféra se specializuje na zpracování negativních emocí – strach, agrese.
5. Lateralita rotačních prvků chování je ovlivněna preferenční rotací jedince iniciující toto chování, například u paralelního obíhání celé skupiny.

Metodika

Zvířata a nahrávání

Data pro moji diplomovou práci jsem sbírala z již hotových videonahrávek hravého chování prasat domácích nahrávaných na Univerzitě Washington State pro článek (Donaldson et al. 2002). Zkoumaný vzorek čítal 16 vrhů prasat z nichž v každém vrhu byla hodnocena 4 prasata. Celkově jsem tedy vyhodnocovala nahrávky herního chování 64 selat. Jednalo se o křížence samic plemene anglického velkého bílého prasete a samce plemen landrase, duroc, yorkshire a hampshire. Zvířata byla chována v prostředí obvyklém pro americkou živočišnou výrobu. Do odstavu jejich 24. den byla selata v porodní kleci se svojí matkou, mezi dny 9-23 byla všechna mláďata podle vrhů sedmkrát umístěna na 30 minut do hrací arény mimo porodní klec. Konkrétní hrací aréna byla umístěna před porodní klec daného vrhu, takže mláďata mohla slyšet, nikoli však vidět svou matku. V hrací aréně nebylo přítomno jídlo ani voda, ale k stimulaci hry byla na podlahy boxu umístěna čerstvá sláma.

Jednotlivé vrhy selat byly od narození do odstavu náhodně rozděleny do dvou skupin pro manipulaci s jejich zkušeností s herním chováním.

1. Skupina – „Obstacles“ byla chována tak aby se minimalizovala možnost a kvalita herního chování selat před odstavem. V jejich porodním boxu byly rovnoměrně umístěny kovové přepážky, které umožňovaly přístup k matce, ale omezovaly herní plochu. Prasata byla schopna běhat v uličkách a interagovat s ostatními selaty pouze v pozici hlava-hlava nebo hlava-ocas ale nebyla schopna se například otočit. Aby zůstaly zachovány podmínky omezení byly kovové přepážky umístěny i do hrací arény.
2. Skupina – „Alie“ byla chována s úmyslem stimulovat herní chování prostřednictvím umožnění interakce s neznámými prasaty. V porodní kleci byly vrhy chovány bez omezení a prasata si mezi sebou mohla volně hrát, v herní aréně byla vždy ponechána polovina prasat z jednoho vrhu a k nim se přidala polovina prasat jiného vrhu skupiny Alie. Poloviny vrhů se vždy střídaly, aby se omezil vývoj známosti mezi prasaty různých vrhů.

Po odstavu byly pro videozáznam herního chování z každého vrhu vybrány dvě samice a dva samci. Tyto skupiny po čtyřech byly chovány v kotci s roštovou podlahou se standardním přístupem k jídlu a vodě. V prvním, třetím nebo osmém dni po odstavu byla prasata po vrzích umístěna do hrací arény o velikosti 1,7m x 1,5m s neprůhlednými stěnami a slámou na podlaze kde probíhalo samotné nahrávání záznamu před mícháním. Jedna stěna arény byla zkosena směrem ven tak aby kamera na ní přidělaná mohla snímat celou plochu hrací arény. Před nahráváním byla prasata označena voskovými barvami, aby byla snadno rozpoznatelná. Pro každý jednotlivý vrh byl zaznamenán videozáznam ve formátu S-VHS v délce 30 minut.

Zhruba týden po pořízení prvního videa byla prasata v rámci skupin promíchána s prasaty jiného vrhu podobného věku a tělesné konstituce. Vždy dvě prasata z jednoho vrhu byla spojena s dvěma prasaty stejné skupiny jiného vrhu a umístěna do hrací arény kde bylo nahráváno jejich chování podle předchozího popisu. Pro každé prase jsem tudíž měla k dispozici dvě 30minutové nahrávky, na jedné se jednalo o záznam chování selat ze společného vrhu na druhé byly vždy dva jedinci z jednoho vrhu a dva jedinci z jiného vrhu.

Sběr dat

Nahrávky v digitální podobě jsem analyzovala za použití softwaru The Observer XT 14. Zvlášť jsem hodnotila individuální (lokomoční) a sociální herní prvky. U individuálních herních prvků jsem pro každé sele zaznamenávala konkrétní čas, prvek chování a stranu na kterou zvíře tento prvek provedlo. Celkově jsem zaznamenala 3749 individuálních (lokomočních) herních prvků ve videozáznamech hravého chování selat před mícháním. Jelikož jsem po zanalyzování prvních videí selat po míchání zjistila, že výrazně klesla frekvence prováděných individuálních herních prvků a po míchání by většina prasat neprovedla dostatek herních prvků na analýzu tak jsem data z individuální hry sbírala jen v nahrávkách před mícháním.

U sociálních prvků chování jsem místo konkrétních herních prvků zaznamenala jen sociální situaci (hra/agrese) a pozice, která zvířata při kontaktu zaujímal, bez rozlišení na konkrétní herní prvek, který prováděla. Toto rozhodnutí bylo učiněno zčásti kvůli nekvalitním videozáznamům, kdy občas nebylo jasné, který konkrétní prvek sociálního chování prase provádí a rovněž kvůli rychlosti střídání těchto prvků. Selata často střídala prvky během desetin sekund z čehož je jasné, že jsou konkrétní herní/agresivní prvky hodně provázané a například prvky bite (kousání), head knocking (strkání hlavou) a shoveling (nabírání) se při interakcích střídaly velice často. Ostatně v literatuře není takovýto postup neobvyklý (D'Eath 2005), (de Jonge et al. 2008). U sociálních herních prvků jsem také nezaznamenávala každý prvek v konkrétní čas, ale zaznamenávala jsem data v 5 vteřinových intervalech. Každých 5 vteřin jsem tedy zastavila přehrávání a zaznamenala prasata, která v daný čas projevila sociální hru/agresi a pozici, v které se nacházela. Nahrávky jsem ale samozřejmě sledovala celé, abych mohla v kontextu celé interakce lépe vyhodnotit, zda se skutečně jedná o sociální hravé/agresivní chování. Interakce, které trvaly déle než 5 vteřin, ale prasata při nich nezměnila pozici ani preferovaný směr jsem z důvodu zamezení zkreslení dat zaznamenávala jen jednou. Data jsem sbírala z nahrávek před mícháním i po míchání vrhů a celkově jsem zaznamenala 2833 herních/agresivních interakcí.

Po dokončení sběru dat pro individuální (lokomoční) herní prvky chování jsem provedla test opakovatelnosti na čtyřech náhodných nahrávkách prasat. Jednalo se o dvě prasata skupiny Obstacles

a dvě skupiny Alie. Index opakovatelnosti jsem hodnotila v programu The Observer XT14 Cohenovým kappa koeficientem. Vzhledem k tomu, že první testy mi vyšly s pravděpodobností opakovatelnosti pod 0,7 upravila jsem definice prvků, aby byly jednoznačné a více odpovídaly našim podmínkám. Podle předělaných definic prvků jsem všechna data pro individuální herní prvky nasbírala znovu. Poté jsem znovu provedla test opakovatelnosti.

Pro sociální prvky chování jsem rovněž provedla test opakovatelnosti v programu The Observer XT 14 a vypočítala index opakovatelnosti pomocí Cohena kappa koeficientu. Opakovatelnost jsem hodnotila ve čtyřech nahrávkách, v nichž jsem zaznamenávala prvky sociálního chování všech prasat na nahrávce. Hodnotila jsem dvě videa před mícháním, dvě po něm, dvě videonahrávky skupiny Obstacles a dvě skupiny Alie.

Prvky herního chování a jejich definice

Do herních prvků, které jsem zaznamenávala, patří běžně zkoumané prvky chování s jasnou rotační nebo stranovou asymetrií, u kterých proto lze zjistit preferenci pro provádění prvku na určitou stranu.

Individuální (lokomoční) herní prvky

Mezi individuální (lokomoční) prvky patří prvky herního chování, které prase provádí samo bez kontaktu s jiným jedincem, případně tento kontakt není pro provedení herního prvku nezbytný.

Pivot – otočka: Je záměrný prvek pohybu, při kterém zvíře provede otočku kolem vertikální osy těla o minimálně 45°. Tato otočka je provedena poskočením na místě, zadní nohy se při počátku pohybu nesmí dotýkat země. Nejedná se o náhodný pohyb způsobený strčením. Viz obrázek 1A.

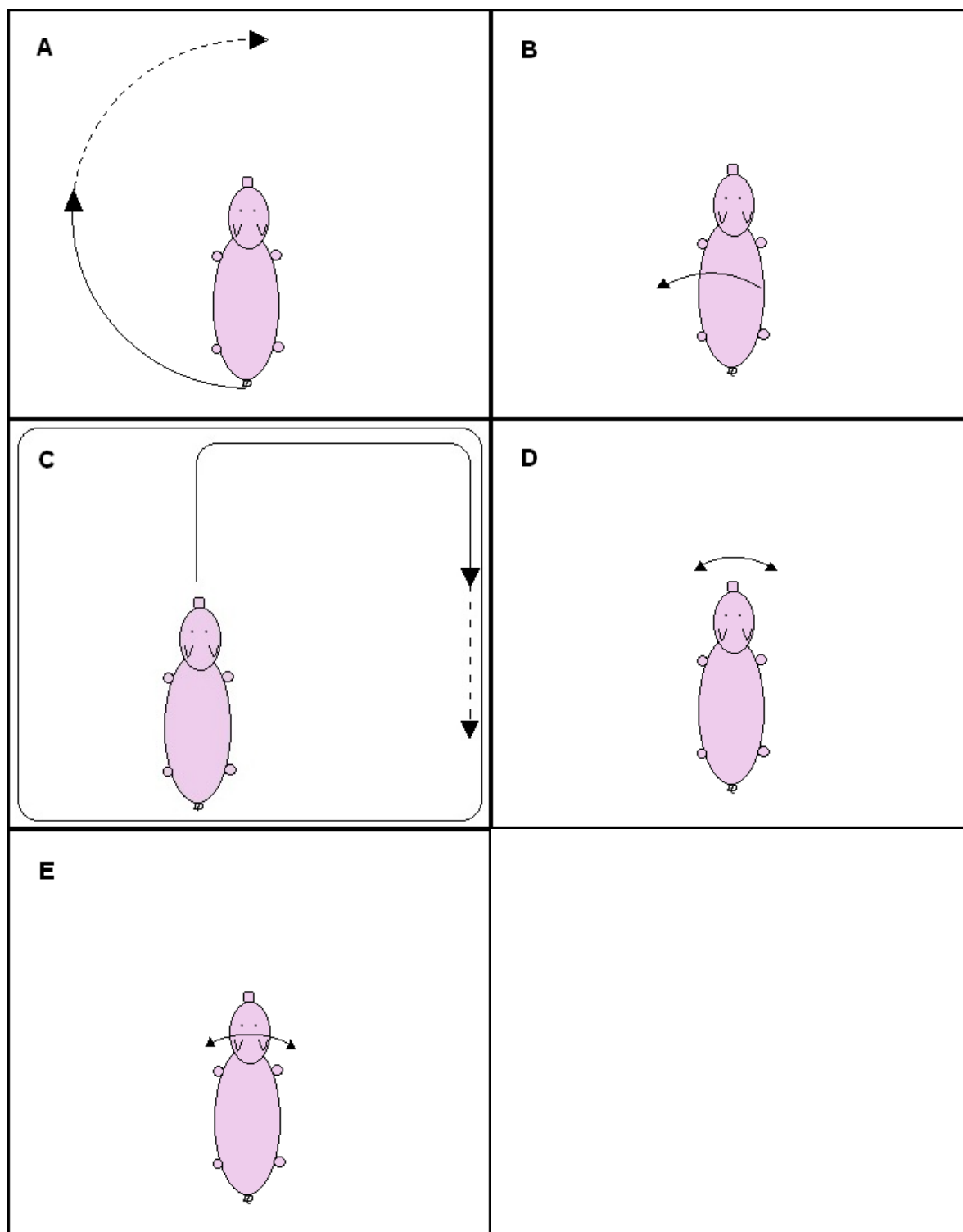
Flop – přetočení na bok: Je rotace celého těla kolem longitudiální osy těla, při které se prase rychlým pohybem sesune ze vzpřímené polohy na zem a otočí se na jeden z boků, případně může pokračovat až do přetočení na záda. Není reakcí na strčení jiného jedince nebo upadnutí. Viz obrázek 1B.

Runaround – běh dokola: Pokud jedno nebo více zvířat zároveň běží souvisle jedním směrem kolem okraje arény alespoň polovinu celkového obvodu arény. Během tohoto chování může zvíře předvádět i jiné herní prvky chování např. vrážení nebo okusování ostatních jedinců. Viz obrázek 1C.

Head toss – pohazování hlavou: Jedná se o alespoň dvě plná, rychle sekvenčně navazující laterální vychýlení hlavy a krku kolem vertikální osy hlavy zvířete. U tohoto herního prvku jsem zaznamenávala stranu, na kterou pohyb vychýlení začíná (L/P). Viz obrázek 1D.

Head shake – kroucení hlavou: Jedná se o alespoň dvě plná, rychle sekvenčně navazující laterální vychýlení hlavy a krku kolem horizontální osy těla zvířete. U tohoto herního prvku jsem, stejně jako u

prvku Head toss zaznamenávala stranu, na kterou pohyb vychýlení začíná (L/P). Přestože je tento prvek spíše prvkem komfortního chování, pro porovnání laterality individuálních herních prvků s jinými individuálními aspekty chování jsem se ho rozhodla přidat do porovnání. Viz obrázek 1E.



Obrázek 1. Grafické znázornění individuálních (lokomočních) herních prvků. A – Pivot, B – Flop, C – Run around, D – Head toss, E – Head shake

Sociální prvky herního/agresivního chování

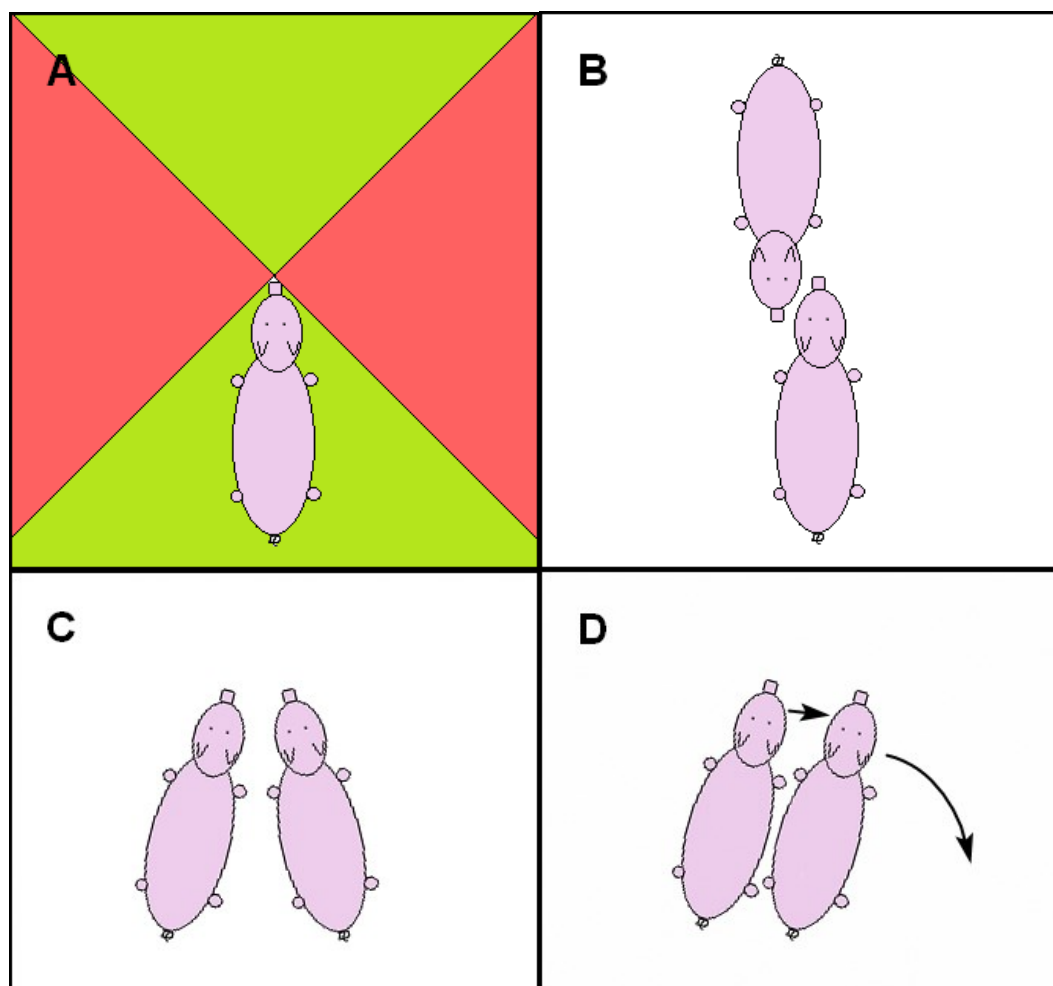
Jak již bylo výše zmíněno, nezaznamenávala jsem jednotlivé pozorované prvky chování jako např. okusování, vrážení, nabírání hlavou/ramenem, ale jen zda byl nějaký z těchto prvků proveden a jakou pozici k sobě navzájem zvířata zaujímal. Z pozic, která při kontaktu zvířata zaujímal jsem se rozhodla zaznamenávat dvě, v kterých je nejvíce patrná stranová asymetrie, viz obrázek 2A. V těchto pozicích jsem zaznamenávala čistě herní/agresivní sociální kontakt, pokud byl některý z uvedených prvků proveden z jiného popudu, např. pokud se zvířata dostala do kontaktu v popisovaných pozicích, avšak bez zjevného herního/agresivního kontaktu, nezaznamenávala jsem jej.

Pozice Antiparalel: Pokud se dvě zvířata hlavami naproti sobě nebo v podobné pozici (tolerance 45°) přiblíží natolik, že konec čumáku jednoho přesahuje až za oko druhého jedince a zároveň se přitom zvířata dotýkají a otevřenou pusou naznačují kousnutí/strkají se/vrážejí do sebe. Viz obrázek 2B. V této pozici jsem zaznamenávala oko, kterým zvířata vidí druhého jedince. Prvek jsem zaznamenávala pro oba účastníky se jedince zvlášť, pouze pokud jedno prase nijak nereagovalo zaznamenala jsem dané chování pouze aktivnímu jedinci.

Pozice Paralel: Pokud se dvě zvířata hlavami vedle sebe svírající úhel maximálně 45° přiblíží tak, že alespoň jeden má konec čumáku v oblasti mezi ramenem a čumákem druhého jedince, zároveň se přitom koušou/strkají/vrážejí do sebe. Viz obrázek 2C. Opět jsem zaznamenávala oko, kterým prasata vidí druhého jedince. Ve většině případů v této pozici jsem však upozorovala že jedno z prasat toto chování iniciuje a strká/kouše druhé prase, které reaguje jen uhýbáním. Tím dojde k tomu, že se oba jedinci v kontaktu otáčejí podle směru, kterým útočí iniciující jedinec. V takovémto případě jsem interakci a preferenční stranu zaznamenala pouze iniciujícímu jedinci. Viz obrázek 2D.

Vzhledem k tomu, že prvky sociální hry jako kousání, vrážení mohou být zároveň i agresivní povahy bylo důležité definovat, kdy bude situaci vyhodnocena jako hra, respektive agrese. Vzhledem k tomu, že nebylo bezpečně rozeznatelné, při kterých interakcích došlo ke zranění (což by bylo nejlepším rozlišujícím znakem), rozlišovala jsem mezi agresivním a herním chováním z kontextu pozorované situace. Jako spíše agresivní situace jsem tedy hodnotila interakce, které byly v porovnání s ostatními intenzivnějšího charakteru, prasata při nich mnohem častěji naskakovala předními nohama na druhého jedince a 10 sekund před začátkem interakce ani 10 sekund po skončení interakce neprovedla zvířata žádný individuální herní prvek chování (včetně nezaznamenávaných herních prvků). Agresivní interakce rovněž byly tak intenzivní, že prasata po skončení interakce nejméně 10 vteřin viditelně zrychleně dýchala a většinou po skončení interakce nezůstávala s protivníkem v blízkém kontaktu. Naopak pro spíše herní chování bylo typické pohazování hlavou a poskakování na místě,

prasata prováděla těsně před kontaktem s jiným jedincem i jiné herní prvky a po skončení interakce často zůstávala nadále poblíž prasete s kterým si předtím hrála.



Obrázek 2. Grafické znázornění sociálních prvků. A – zelená oblast znázorňuje rozmezí vzájemných pozic prasat, při kterých byl prvek zaznamenán. B – pozice Antiparalel. C – pozice Paralel. D – Pozice Paralel, kde je jasný iniciující jedinec.

Analýza dat

Data jsem analyzovala v programu SAS verze 9.4. Grafy jsem tvořila v programu GraphPad Prism 7.04, tabulky v programu Microsoft excel a Microsoft Word.

Individuální prvky

Individuální lateralitu jsem určovala pro každý prvek zvlášť, a to pouze u zvířat u kterých jsem zaznamenala alespoň 6 herních prvků. Pro každé prase a každý herní prvek jsem vypočetla tzv. index lateralitu podle následujícího vzorce: $\text{Index lateralitu} = \frac{\text{počet prvků vlevo}}{(\text{počet prvků vlevo} + \text{vpravo})}$, index lateralitu tedy nabývá hodnot od 0 do 1, kdy hodnota 0,5 znamená, že prase pro určitý herní prvek neprojevovalo individuální lateralitu a zaznamenaný poměr prvků je 1:1. Hodnoty blíže k 0 naznačují

preferenci provedení prvků vpravo, hodnoty blíže k 1 preferenci vlevo. Pravděpodobnost náhodného rozdělení jsem určovala pomocí exaktního Pearsonova chi – kvadrátu (testu dobré shody) s hladinou významnosti $p = 0,05$.

Shodu uvnitř vrhů jsem počítala pomocí analýzy rozptylu (ANOVA), přičemž znakem byla příslušnost k vrhu a náhodná veličina byl index laterality.

Rozdělení laterality v populaci jsem testovala pomocí Wilcoxonova testu, přičemž proměnnou byl index laterality s hladinou významnosti testu $p = 0,05$. Opět jsem počítala každý prvek zvlášť.

Rozdíl lateralizovaného chování mezi prasaty skupiny Obstacles a Alie jsem porovnávala nepárově pomocí Mann-Whitney U testu, a to pro každý herní prvek zvlášť pomocí indexu laterality.

Pomocí korelace (Pearsonův korelační koeficient) jsem porovnávala ovlivnění indexu laterality celkovým počtem prvků, a to opět pro každý herní prvek zvlášť. Proměnné hodnoty testu byly index laterality, celkový počet prvků a signifikance laterality (hodnota exaktního chi – kvadrátu).

Sociální prvky

Poté co jsem zvlášť analyzovala herní a agresivní chování, porovnávala jsem výsledky pro sociální hru a agresi párovým Wilcoxonovým testem. Nejdříve jsem provedla Wilcoxonův test pro všechna selata, která měla četnost herních i agresivních prvků nejméně 6, proměnnou hodnotou byl rozdíl indexu laterality mezi agresivním a herním chováním, tímto testem jsem tedy testovala zastoupení rozdílu indexu laterality mezi herním a agresivním chováním v populaci. Poté jsem stejný test provedla pro dvě různé skupiny prasat; pro skupinu prasat více si hrajících (29 herních prvků a více) a pro skupinu méně si hrajících (28 a méně herních prvků) prasat. Důvod tohoto rozdělení popisuji níže. Pro tyto dvě skupiny jsem opět pomocí párového Wilcoxonova testu počítala zastoupení rozdílu indexu laterality v populaci s hladinou významnosti testu $p = 0,05$.

Herní chování

Herní chování jsem si rozdělila podle druhu pozorování na před mícháním a po míchání, jelikož v nahrávkách po míchání byl předpokládán vliv výskytu cizího prasete na sociální chování. Poté jsem si opět pro každou kategorii (před/po míchání), prase a každou pozici sociálního chování s četností minimálně 6 prvků vypočítala index laterality a pravděpodobnost náhodného rozdělení pomocí Pearsonova chi – kvadrátu s hladinou významnosti $p = 0,05$.

Efekt vlivu cizího prasete (podle druhu pozorování) a pozice na lateralitu jsem počítala pomocí smíšeného lineárního modelu (proc mixed). Závislou proměnnou byl index laterality, fixními efekty byly pozice (antiparalel, paralel) a druh pozorování (před mícháním, po míchání) náhodným efektem bylo prase. Jelikož se vliv pozice ani druhu nahrávek na lateralitu nepotvrdil, počítala jsem dále se všemi

daty (z nahrávek před a po míchání a z pozic antiparalel a paralel) dohromady. To mi umožnilo dále počítat i s prasaty, která by podle rozdělení na pozice a druh pozorování neměla četnost prvků nad 6. S těmito rozšířenými daty jsem si podle vzoru výše pro každé prase vypočítala index laterality a určila pravděpodobnost náhodného rozdělení. Poté jsem pomocí Wilcoxonova testu testovala, zda se projevuje populační lateralita, proměnnou byl index laterality a hladina významnosti testu $p=0,05$.

Jelikož z dat začalo být patrné, že většina signifikantně lateralizovaných prasat projevuje individuální preferenci směru vlevo, ačkoliv na populační úrovni patrná nebyla, porovnávala jsem pomocí Pearsonova korelačního koeficientu proměnné index laterality s celkovým počtem prvků. Následně jsem prasata rozdělila do dvou skupin: 1. méně si hrající – ta která měla celkově 28 herních prvků a méně 2. více si hrající – ta která provedla minimálně 29 herních prvků. Pro každou skupinu jsem vypočítala rozdělení laterality v populaci pomocí Wilcoxonova testu, proměnnou byl index laterality, hladina významnosti testu $p=0,05$.

Rozdíl v herním chování mezi skupinami Obstaceles a Alie jsem testovala nepárovým Mann-Whitney U testem, proměnnou byl index laterality a třídou skupina.

Agresivní chování

Jelikož agresivní chování bylo zaznamenáno pouze v nahrávkách po míchání, rozdělila jsem prvky agresivního chování na dvě zaznamenávané pozice, u nichž jsem pro každé prase vypočítala index laterality a pravděpodobnost náhodného rozdělení pomocí Pearsonova χ^2 testu. Jelikož se, stejně jako v případě hravého chování od sebe dvě pozorované pozice ve výsledcích nelišily, sloučila jsem v dalších výpočtech data abych měla pro testování více záznamů chování.

Zda má vliv počet herních prvků na lateralitu jsem porovnávala pomocí Pearsonova korelačního koeficientu proměnné hodnoty byly index laterality a celkový počet prvků.

Zda se projevuje lateralita na úrovni populace jsem opět testovala pomocí Wilcoxonova testu. Proměnnou byl index laterality a hladina významnosti testu $p=0,05$.

Rozdíl laterality mezi skupinou Obstaceles a Alie jsem testovala nepárovým Mann-Whitney U testem proměnnou byl index laterality a třídou skupina.

Výsledky

Individuální prvky herního chování

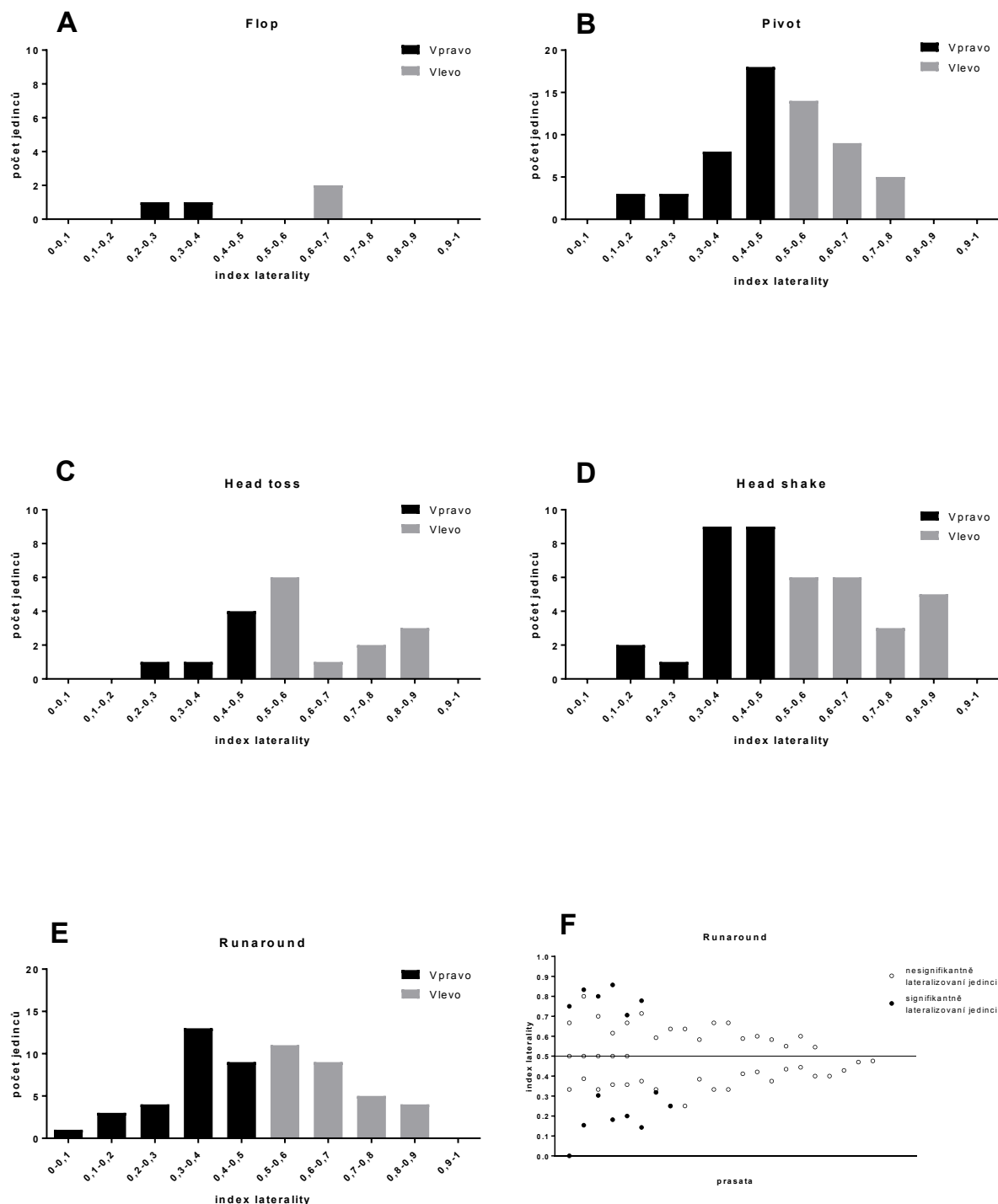
Individuální lateralita

Významná míra individuální laterality herního chování nebyla prokázána u žádného z individuálních herních prvků. Výsledky pro jednotlivé herní prvky zhodnocují graf 1. a tabulka 1. Do tabulky jsem nevypisovala herní prvek flop tento prvek s četností 6 prvků provedla jen 4 prasata, což je k dalšímu porovnávání nedostatečný počet. Do grafů jsem zaznamenala jednotlivá rozmezí indexu laterality a pro každé rozmezí počet prasat, která projevují daný stupeň preference. V tabulce jsem shrnula všechna prasata a zaznamenala index laterality pro konkrétní herní prvek. Pro prvky Flop a Headshake žádné prase neprojevilo významnou míru individuální laterality, pro prvek Headtoss 5,6 % prasat a pro prvek Pivot 6,7 %. Pouze pro prvek Runaround byla signifikantně prokázána individuální lateralita u většího počtu jedinců a to u 23,7 % prasat, proto jsem výsledky pro tento prvek zvlášť shrnula v grafu 1E.

Tabulka 1. tabulka jedinců s indexem laterality pro individuální herní prvky. Index laterality ukazuje směrovou preferenci jedince (hodnoty 0-0,5 značí preferenci vpravo, 0,5-1 vlevo). Zvýraznění jsou jedinci, u nichž je tato preference směru signifikantní ($p < 0,05$). Jedinci jsou značeni písmenem udávajícím jejich příslušnost ke skupině A (Alie), O (Obstacles), první číslo značí jejich příslušnost k vrhu, číslo za podtržítkem je pouze identifikační.

Headtoss			Headshake		Pivot		Runaround	
Prase	Index laterality	p	Index laterality	p	Index laterality	p	Index laterality	p
A1_02	-	-	0,466667	1	0,571429	1	0,4	0,7539
A1_03	-	-	0,484848	1	0,190476	0,007197	0,333333	0,0652
A1_08	-	-	-	-	0,588235	0,629059	0,583333	0,3123
A1_10	-	-	-	-	0,642857	0,42395	0,434783	0,4614
A2_01	-	-	-	-	0,484848	1	0,25	0,0227
A2_04	0,458333	0,83882	-	-	0,6	0,753906	0,47619	0,8776
A2_05	-	-	0,5	1	0,5	1	0,5	1
A2_10	0,857143	0,125	-	-	0,521739	1	0,666667	0,0652
A3_01	0,692308	0,266846	0,125	0,070313	0,571429	0,571588	0,5	1
A3_03	0,5	1	0,428571	0,790527	0,526316	1	-	-
A3_07	0,733333	0,118469	-	-	0,447368	0,627103	0,615385	0,1263
A3_10	0,833333	0,21875	0,833333	0,21875	0,421053	0,647606	0,5	1
A4_01	0,444444	1	-	-	0,5	1	0,545455	0,8318
A4_03	0,529412	1	-	-	0,6	0,503445	0,333333	0,0987
A4_06	0,473684	1	-	-	0,473684	1	0,25	0,2891
A4_07	-	-	-	-	0,5	1	0,833333	0,0015
A5_01	-	-	0,571429	0,790527	0,4	0,753906	0,6	0,5034
A5_02	-	-	0,333333	0,15159	0,538462	1	0,333333	0,3877

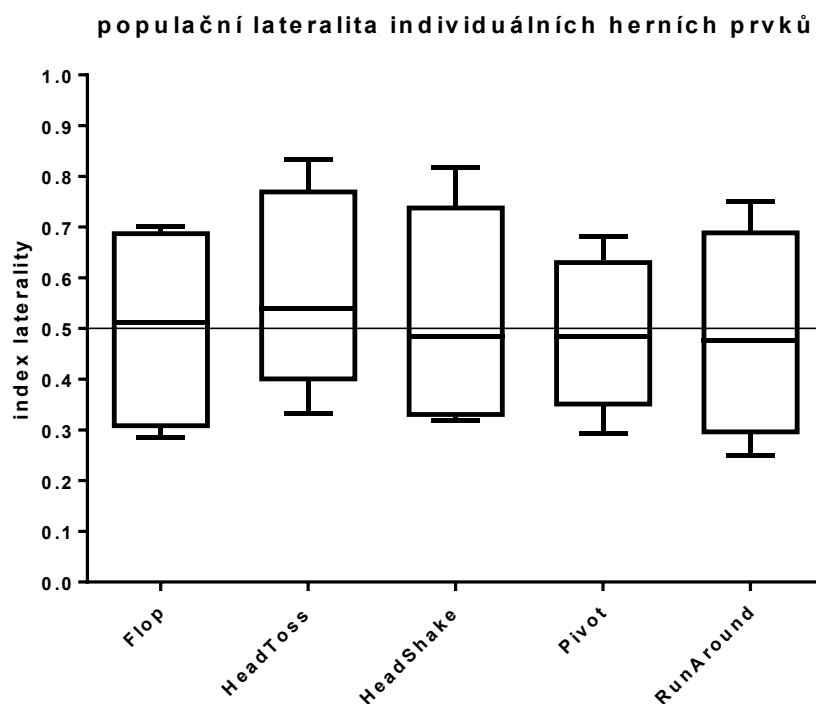
A5_03	-	-	-	-	0,642857	0,42395	0,5	1
A5_05	-	-	0,818182	0,06543	0,4	0,753906	0,666667	0,3877
A6_01	-	-	0,692308	0,266846	0,387097	0,281042	0,357143	0,1849
A6_03	-	-	-	-	0,588235	0,391528	0,411765	0,3915
A6_05	0,5	1	0,5	1	0,470588	1	0,666667	0,1516
A6_08	0,551724	0,711071	0,333333	0,301758	0,482759	1	0,318182	0,0226
A7_05	-	-	0,444444	0,814529	-	-	0,375	0,4545
A7_06	-	-	0,833333	0,21875	0,5	1	0,25	0,2891
A7_07	-	-	0,714286	0,453125	-	-	-	-
A8_00	-	-	-	-	0,777778	0,179688	0,777778	0,0309
A8_04	-	-	0,607143	0,344928	0,764706	0,049042	0,857143	0,0129
A8_05	-	-	0,666667	0,237885	0,454545	1	0,8	0,0118
A8_07	-	-	0,285714	0,453125	0,4	0,753906	0,666667	0,3877
O1_03	-	-	0,444444	1	0,285714	0,179565	0,5	1
O1_07	0,285714	0,453125	-	-	0,423077	0,557197	-	-
O1_08	-	-	0,555556	1	0,75	0,145996	0,428571	0,7905
O1_10	-	-	-	-	0,7	0,34375	-	-
O2_03	0,818182	0,004344	-	-	0,375	0,726563	0,7	0,1153
O2_05	0,428571	1	-	-	0,166667	0,21875	0,333333	0,2379
O2_08	-	-	-	-	0,3	0,34375	0	0,0005
O2_09	0,555556	1	-	-	0,25	0,289063	0,384615	0,3269
O3_01	-	-	0,714286	0,453125	0,490196	1	0,387097	0,098
O3_03	-	-	0,666667	0,6875	0,411765	0,391528	0,30303	0,0019
O3_05	-	-	0,142857	0,125	0,555556	0,701108	0,636364	0,2863
O3_08	-	-	0,454545	1	0,631579	0,359283	0,6	0,7539
O4_02	-	-	0,5625	0,803619	0,48	1	0,8	0,1094
O4_04	0,714286	0,453125	0,322581	0,070756	0,708333	0,063915	0,4	0,7539
O4_06	-	-	-	-	0,666667	0,237885	0,583333	0,5413
O4_11	-	-	0,3	0,34375	0,545455	1	0,142857	0,0129
O5_00	-	-	0,857143	0,125	0,695652	0,09314	0,357143	0,1849
O5_03	0,333333	0,6875	0,347826	0,21004	0,259259	0,019157	0,2	0,0118
O5_05	-	-	0,333333	0,6875	0,533333	1	0,181818	0,0043
O5_06	-	-	0,428571	1	0,6	0,607239	0,153846	0,0005
O6_01	-	-	0,636364	0,548828	0,375	0,726563	0,55	0,6358
O6_03	-	-	0,318182	0,133801	0,3125	0,210114	0,588235	0,3915
O6_06	-	-	0,333333	0,6875	0,3	0,34375	0,421053	0,4177
O6_09	-	-	0,333333	0,6875	-	-	0,592593	0,2203
O7_00	-	-	-	-	0,642857	0,42395	0,333333	0,3877
O7_01	-	-	0,785714	0,057373	0,461538	0,749259	0,705882	0,0243
O7_02	-	-	0,545455	0,728332	0,466667	1	0,714286	0,1796
O7_09	-	-	0,4	0,753906	0,4	0,607239	0,470588	0,8642
O8_02	-	-	0,482759	1	0,4	0,361595	0,636364	0,2863
O8_06	-	-	0,666667	0,6875	0,166667	0,038574	0,444444	0,6177
O8_07	-	-	0,833333	0,21875	0,393939	0,296206	0,375	0,2153
O8_09	0,571429	1	-	-	0,37037	0,247789	0,75	0,0002



Graf 1. A –rozdělení jedinců podle míry jejich rotační preference pro prvek Flop. B –rozdělení jedinců podle míry jejich rotační preference pro prvek Pivot. C –rozdělení jedinců podle míry jejich rotační preference pro prvek Headtoss. D –rozdělení jedinců podle míry jejich rotační preference pro prvek Headshake. E – rozdělení jedinců podle míry jejich rotační preference pro prvek Runaround. F – preference rotačního chování pro prvek Runaround, černě jsou vyznačeni signifikantně lateralizovaní jedinci.

Populační lateralita

Populační lateralita nebyla signifikantně zjištěna pro žádný prvek individuálního herního chování. Výsledky pro všechny herní prvky shrnuji v Grafu 2. Výsledky pro jednovýběrový Wilcoxonův test: prvek Flop ($S=0$, $N=4$, $\Pr|S|=1.0$), prvek Headtoss ($S=30,5$, $N=18$, $\Pr|S|=0.1199$), prvek Headshake ($S=26,5$, $N=41$, $\Pr|S|=0.7163$), prvek Pivot ($S=-89$, $N=60$, $\Pr|S|=0.4726$), prvek Runaround ($S=-69,5$, $N=59$, $\Pr|S|=0.5542$).



Graf 2. Populační lateralita jednotlivých individuálních herních prvků.

Souvislost lateralit herních prvků

Souvislost lateralit individuálních herních prvků mezi sebou jsem se rozhodla porovnávat pro prvky Runaround a Pivot, pro které je k dispozici nejvíce dat a zároveň nejvyšší počet signifikantně lateralizovaných jedinců. Pro tyto prvky nebyla prokázána signifikantní míra souvislosti (fisherův exaktní test, $p=0.3942$). Viz tabulka 2.

Tabulka 2. souvislost lateralit individuálních herních prvků Pivot a Runaround. Pro každý prvek je do tabulky vepsán počet jedinců projevujících preferenci směru.

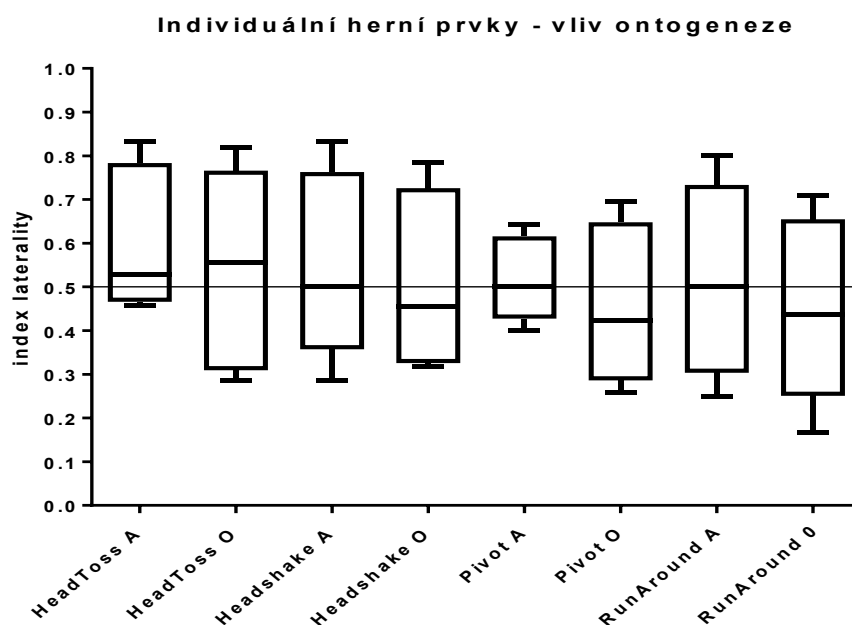
		Runaround	
		Vlevo	Vpravo
Pivot	Vlevo	7	13
	Vpravo	14	15

Shoda uvnitř vrhů

Ovlivnění lateralit příslušností k vrhu jsem zkoumala pro prvek Runaround, pro který jako jediný z individuálních herních prvků byl zjištěn významnější počet signifikantně lateralizovaných prasat. Analýza rozptylu dospěla k hodnotě $F_{15/43}=1,81$ $p=0,0636$. S pravděpodobností blíží se signifikanci se tudíž prokázalo, že příslušnost k vrhu ovlivňuje individuální lateralitu.

Ovlivnění lateralit zkušeností s hravým chováním v ontogenezi

Rozdíl míry nebo směru preference rotačního chování v závislosti na skupině (obstacles/alie) nebyl signifikantně prokázán u žádného individuálního herního prvku. Viz graf 3. Pro prvek Headtoss (Mann-Whitney U test: $Z = -0.6343$; $N1 = 11$; $N2 = 7$; $p = 0.5343$), Headshake (Mann-Whitney U test: $Z=0.7366$; $N1=18$; $N2=23$; $p=0.4657$), Pivot (Mann-Whitney U test: $Z=1.7170$; $N1=29$; $N2=31$; $p=0.0912$), Runaround (Mann-Whitney U test: $Z=0.8119$; $N1=29$; $N2=30$; $p=0.4202$).



Graf 3. Ovlivnění lateralit hravým chováním v ontogenezi. Prasata jsou rozdělena na skupiny A (Alie) a O (obstacles), lateralita je zde vyjádřena pro každý herní prvek zvlášť.

Sociální herní chování

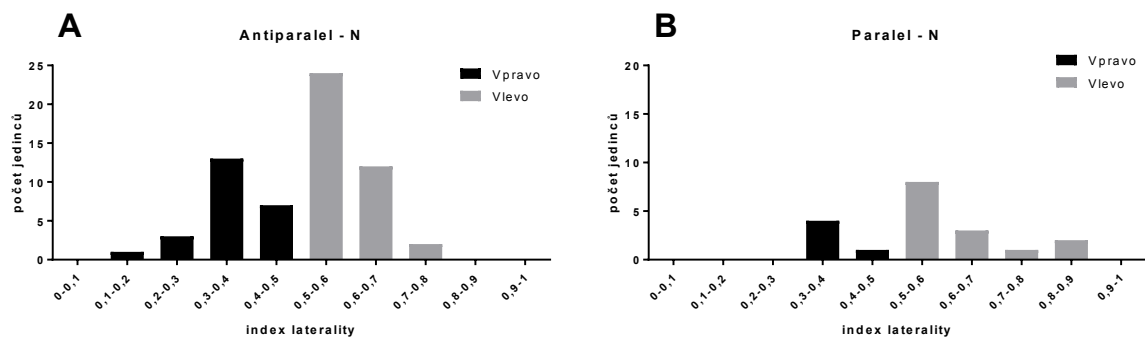
Individuální lateralita

Významná míra individuální lateralit herního chování nebyla zaznamenána pro žádnou pozici sociálního herního chování, a to jak ve videonahrávkách před mícháním, tak po něm. V nahrávkách před mícháním pro pozici Antiparalel projevilo 56 prasat preferenci strany (tj. 87 %, z toho 57 % vlevo a 43 % vpravo), pouze 1 prase však tuto preferenci projevilo signifikantně, pro pozici Paralel projevilo 15 prasat preferenci strany (tj. 23 %, z toho 66,6 % vlevo a 33,3 % vpravo) signifikantně žádné. V nahrávkách po míchání pro pozici Antiparalel 20 prasat (tj. 31 %, z toho 70 % vlevo a 30 % vpravo) signifikantně jedno, pro pozici Paralel 17 prasat (tj. 27 %, z toho 65 % vlevo a 35 % vpravo) signifikantně jedno. Viz tabulka 3. a grafy 4,5.

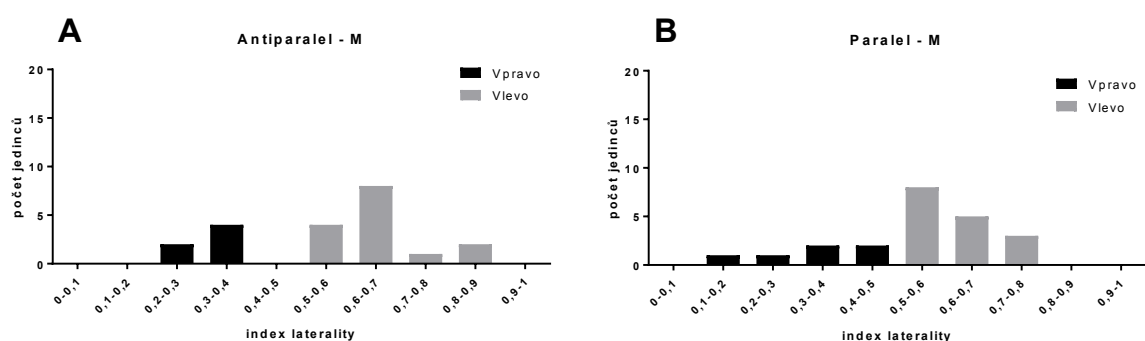
Tabulka 3. tabulka jedinců s indexem lateralit pro sociální herní pozice. Index lateralit ukazuje směrovou preferenci jedince (hodnoty 0-0,5 značí preferenci vpravo, 0,5-1 vlevo). Zvýraznění jsou jedinci, u nichž je tato preference směru signifikantní ($p < 0,05$). Jedinci jsou značeni písmenem udávajícím jejich příslušnost ke skupině A (Alie), O (Obstacles), první číslo značí jejich příslušnost k vrhu, číslo za podtržítkem je pouze identifikační. Sloupec N značí chování před mícháním vrhů, sloupec M po míchání.

Prase	N				M			
	Paralel		Antiparalel		Paralel		Antiparalel	
	Index lateralit	p	Index lateralit	p	Index lateralit	p	Index lateralit	p
A1_02	-	-	0.58333	0.77441	-	-	-	-
A1_03	-	-	0.37500	0.45450	-	-	-	-
A1_08	0.37500	0.72656	0.58824	0.39153	-	-	-	-
A1_10	0.83333	0.21875	0.57143	0.79053	-	-	-	-
A2_01	0.66667	0.68750	-	-	-	-	-	-
A2_04	0.57143	0.79053	0.60000	0.31050	0.42857	0.79053	-	-
A2_05	0.53333	1.00000	0.18182	0.06543	-	-	-	-
A2_10	-	-	0.56757	0.51138	-	-	-	-
A3_01	0.63636	0.54883	0.50000	1.00000	0.16667	0.00754	-	-
A3_03	0.50000	1.00000	0.68000	0.10775	-	-	-	-
A3_07	0.37500	0.72656	0.58824	0.62906	0.50000	1.00000	-	-
A3_10	0.57143	1.00000	0.50000	1.00000	0.63636	0.54883	-	-
A4_01	-	-	0.36667	0.20049	-	-	-	-
A4_03	-	-	0.37931	0.26493	-	-	0.71429	0.45313
A4_06	-	-	0.52941	1.00000	0.63636	0.54883	-	-
A4_07	-	-	0.33333	0.30176	-	-	-	-
A5_01	-	-	0.64286	0.18493	-	-	-	-
A5_02	-	-	0.48571	1.00000	-	-	-	-
A5_03	-	-	0.55556	0.70111	-	-	-	-
A5_05	-	-	0.54545	0.83181	-	-	-	-
A6_01	-	-	0.56667	0.58466	-	-	0.28571	0.45313

A6_03	-	-	0.68966	0.06143	0.57143	1.00000	0.66667	0.23788
A6_05	-	-	0.65217	0.21004	0.50000	1.00000	0.64706	0.33231
A6_08	-	-	0.36364	0.28628	0.77778	0.17969	0.25000	0.28906
A7_00	0.50000	1.00000	0.71429	0.45313	-	-	-	-
A7_05	-	-	0.28571	0.45313	-	-	-	-
A7_06	-	-	0.22222	0.17969	-	-	0.83333	0.03857
A7_07	0.62500	0.72656	0.77778	0.17969	-	-	0.50000	1.00000
A8_00	-	-	0.33333	0.30176	-	-	0.62500	0.72656
A8_04	-	-	0.53846	0.84502	0.36364	0.54883	0.62500	0.72656
A8_05	-	-	0.47826	1.00000	0.60000	0.75391	0.66667	0.68750
A8_07	0.50000	1.00000	0.45455	0.83181	0.50000	1.00000	0.55556	1.00000
O1_03	0.50000	1.00000	0.37500	0.30746	-	-	-	-
O1_07	-	-	0.50000	1.00000	0.66667	0.30176	-	-
O1_08	-	-	0.36000	0.22952	-	-	-	-
O1_10	0.47368	1.00000	0.57143	0.66362	-	-	0.58333	0.77441
O2_03	0.70588	0.14346	0.58537	0.34889	-	-	0.87500	0.07031
O2_05	-	-	0.36364	0.28628	0.70000	0.34375	-	-
O2_08	-	-	0.25000	0.14600	0.22222	0.17969	-	-
O2_09	0.54286	0.73588	0.65854	0.05958	-	-	-	-
O3_01	-	-	0.58333	0.77441	-	-	-	-
O3_03	-	-	0.31579	0.16707	-	-	-	-
O3_05	-	-	0.38462	0.58105	0.77778	0.17969	0.66667	0.30176
O3_08	-	-	0.44444	0.81453	-	-	-	-
O4_02	-	-	0.56250	0.80362	-	-	-	-
O4_04	-	-	0.55556	0.70111	0.50000	1.00000	0.66667	0.30176
O4_06	-	-	0.50000	1.00000	-	-	-	-
O4_11	-	-	0.64706	0.33231	-	-	0.37500	0.72656
O5_00	-	-	0.36364	0.54883	-	-	-	-
O5_03	-	-	0.50000	1.00000	-	-	-	-
O5_05	-	-	-	-	0.69231	0.26685	-	-
O5_06	-	-	0.33333	0.30176	-	-	-	-
O6_01	-	-	0.66667	0.03570	-	-	0.36667	0.20049
O6_03	0.33333	0.50781	0.57500	0.42959	0.57143	1.00000	-	-
O6_06	0.33333	0.68750	0.65217	0.21004	-	-	-	-
O6_09	-	-	0.56250	0.80362	0.42857	1.00000	0.54167	0.83882
O7_00	-	-	0.66667	0.38770	-	-	-	-
O7_01	0.85714	0.12500	0.56757	0.51138	0.50000	1.00000	0.33333	0.68750
O7_02	-	-	0.41667	0.54126	-	-	-	-
O7_09	-	-	0.45455	0.83181	-	-	-	-
O8_02	-	-	0.50000	1.00000	0.54545	1.00000	0.66667	0.23788
O8_06	-	-	0.61111	0.48068	-	-	-	-
O8_07	-	-	0.42857	1.00000	-	-	-	-
O8_09	-	-	0.64706	0.33231	0.33333	0.50781	0.35294	0.12145



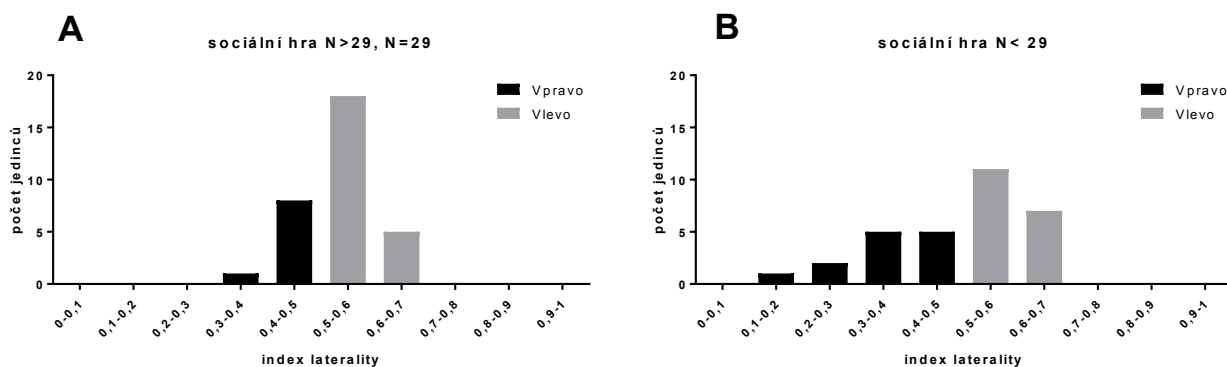
Graf 4. rozdělení jedinců před mícháním podle míry preference pro pozice A – Antiparalel, B – Paralel.



Graf 5. rozdělení jedinců po míchání podle míry preference pro pozice A – Antiparalel, B – Paralel.

Nebyl prokázán efekt pozice (Antiparalel/Paralel) ani druhu nadržek (před mícháním/po míchání) na individuální lateralitu herního chování. Efekt vlivu pozice na index laterality (Test fixních efektů $F=0.17$, $DF=58$, $p=0.6808$) efekt vlivu nadržek na index laterality (Test fixních efektů $F=0.87$, $DF=58$, $p=0.3546$).

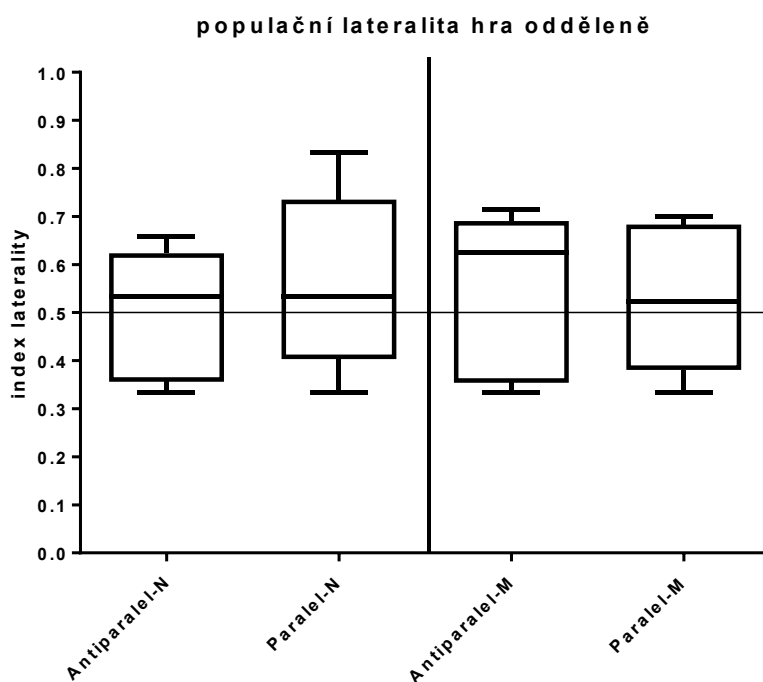
Významná míra individuální lateralitě se neprojeví ani pokud budeme lateralitu zjišťovat pro oba druhy nadržek i pozic dohromady. Většina prasat (97 %) sice v toto případě projevuje preferenci směru (63 % vlevo, 37 % vpravo), ale jen dvě prasata projevují tuto preferenci signifikantně. Lateralitu dohromady pro pozice i druhy nadržek zpracovávám v grafu 6.



Graf 6. rozdělení jedinců podle míry jejich lateralit v sociálním herním chování. A – skupina prasat více si hrajících (u kterých je zaznamenáno 29 herních prvků a více). B – skupina prasat méně si hrajících (méně než 29 herních prvků).

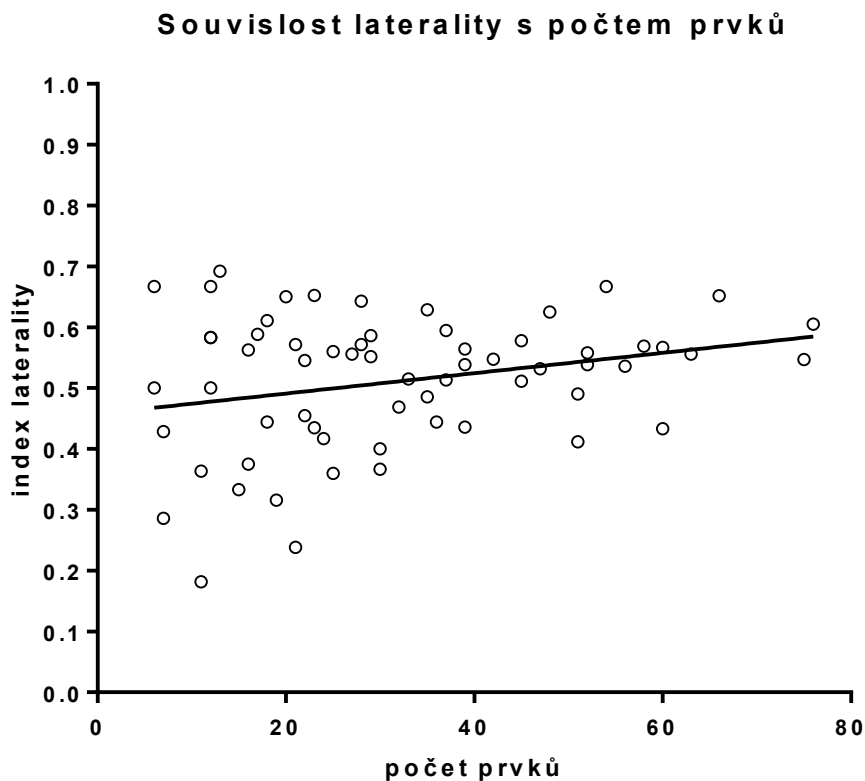
Populační lateralita a její ovlivnění

Lateralita na úrovni populace nebyla signifikantně prokázána pro žádnou pozici herního chování. Výsledky Wilcoxonova testu z nahrávek před mícháním pro pozici Antiparalel ($S=62$, $N=60$, $Pr|S|=0.4726$), Paralel ($S=-89$, $N=60$, $Pr|S|=0.4726$), z nahrávek po míchání Antiparalel ($S=37.5$, $N=21$, $Pr|S|=0.1667$), Paralel ($S=20$, $N=22$, $Pr|S|=0.3581$). Výsledky pro nahrávky před mícháním i po míchání uvádím v grafu 7.



Graf 7. populační lateralita podle jednotlivých pozic. N – značí nahrávky před mícháním, M – po míchání.

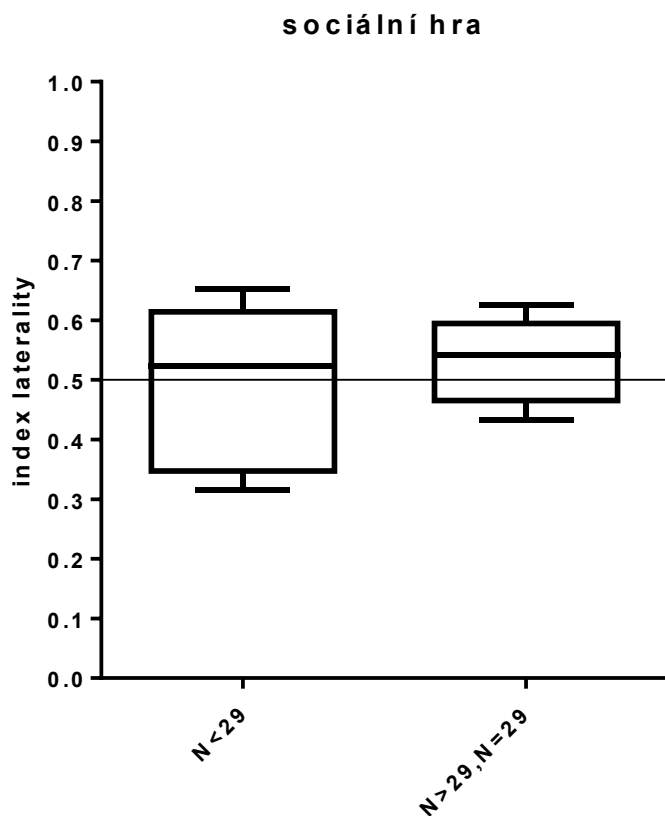
Pomocí korelace se signifikantně prokázal vliv počtu herních záznamů na index laterality. Konkrétně se zdá že prasata, která si více hrají, projevují častěji stranovou preferenci vlevo (Pearsonův korelační koeficient $r=0.26794$, $N=64$, $p=0.0323$) viz graf 8.



Graf 8. souvislost laterality herních prvků s počtem zaznamenaných herních prvků.

V souladu s předchozím zjištěním, že stranová preference selat souvisí s počtem jejich herních záznamů jsem si rozdělila selata na dvě skupiny (1. méně si hrající, která mají méně než 29 herních záznamů a 2. více si hrající, která mají 29 a více herních záznamů).

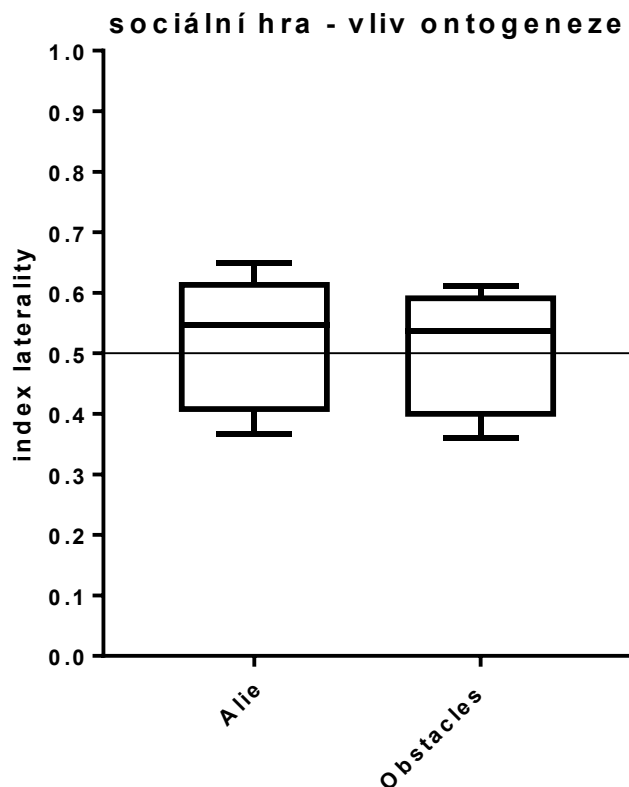
V 1. skupině nebyla zjištěna laterality na úrovni populace ($S=-11.5$, $N=32$, $Pr|S|=0.8175$). V 2. skupině se však signifikantně projevuje tendence mírné stranové preference vlevo na úrovni populace ($S=121.5$, $N=32$, $Pr|S|=0.0205$). Viz graf 9.



Graf 9. populační laterality podle skupin 1. méně si hrající prasata $N < 29$. 2. více si hrající prasata s $N \geq 29$.

Ovlivnění laterality ontogenezí

Rozdíl míry nebo směru stranové preference herního chování v závislosti na skupině (obstacles/alie) nebyl signifikantně prokázán (Mann-Whitney U test: $Z = -0.3693$; $N_1 = 32$; $N_2 = 32$; $p = 0.7119$) Viz graf 10.



Graf 10. Ovlivnění laterality hravým chováním v ontogenezi. Prasata jsou rozdělena na skupiny A (Alie) a O (obstacles).

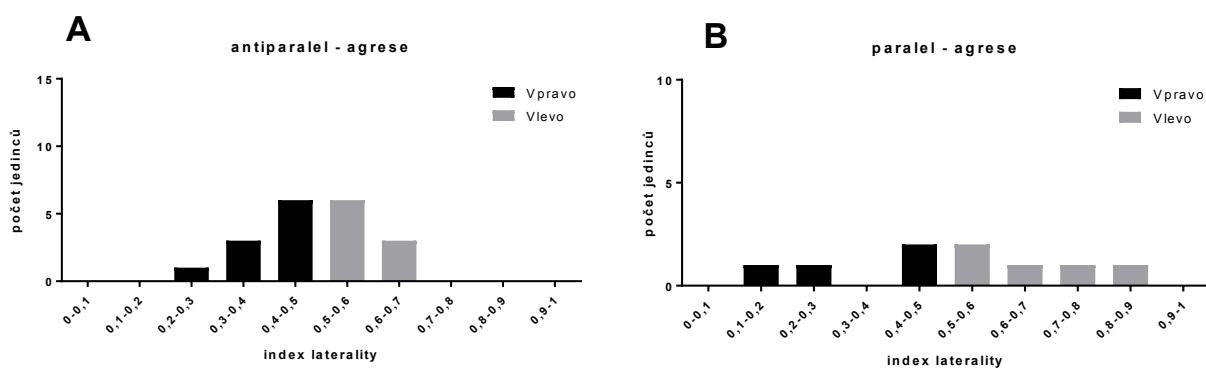
Sociální agresivní chování

Individuální lateralita

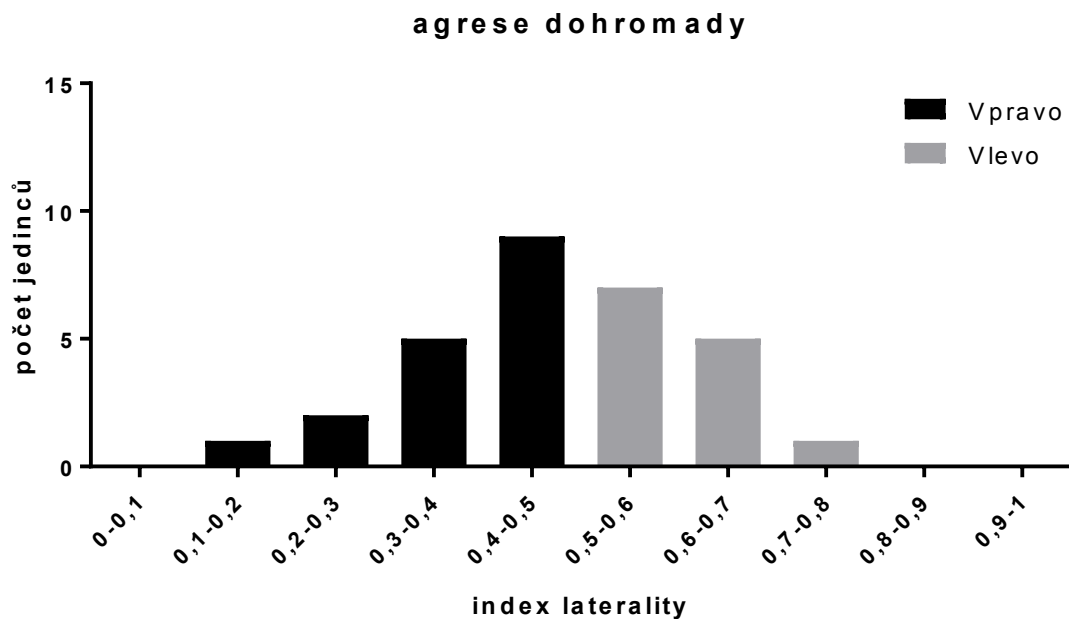
Individuální preference směru agresivního chování nebyla signifikantně zjištěna pro pozici Antiparalel ani Paralel. Pro pozici Antiparalel 19 prasat (tj 30 %) projevuje preferenci směru (z toho 47 % vlevo a 53 % vpravo), pro pozici Paralel 9 prasat (tj 14 %, z toho 55 vlevo a 45 % vpravo). Žádné prase však neprojevuje signifikantní individuální preferenci. Viz tabulka 3. a graf 11. Individuální preference směru se neprojeví ani pokud sjednotíme data pro obě pozice do jedné, v tom případě 29 (tj. 45 %, z toho 45 % vlevo a 55 % vpravo) prasat projeví individuální preferenci, žádné z prasat však tuto preferenci neprojeví signifikantně graf 12.

Tabulka 3. tabulka jedinců s indexem laterality pro agresivní herní pozice. Index laterality ukazuje směrovou preferenci jedince (hodnoty 0-0,5 značí preferenci vpravo, 0,5-1 vlevo). Zvýraznění jsou jedinci u nichž je tato preference směru signifikantní ($p < 0,05$). Jedinci jsou značeni písmenem udávajícím jejich příslušnost ke skupině A (Alie), O (Obstaclec), první číslo značí jejich příslušnost k vrhu, číslo za podtržítkem je pouze identifikační.

Paralel			Antiparalel	
Prase	Index laterality	P	Index laterality	P
A1_10	-	-	0.62500	0.72656
A3_07	-	-	0.62500	0.72656
A5_02	-	-	0.40000	0.75391
A8_07	-	-	0.45455	1.00000
O1_08	-	-	0.42105	0.64761
O1_10	-	-	0.39130	0.40487
O3_05	0.64286	0.42395	0.40541	0.32401
O3_08	-	-	0.66667	0.68750
O5_05	0.43750	0.80362	0.52941	1.00000
O6_01	0.83333	0.21875	0.56410	0.52240
O6_03	0.57143	1.00000	0.33333	0.50781
O6_06	0.57143	1.00000	0.33333	0.68750
O6_09	0.16667	0.21875	0.56667	0.58466
O7_00	0.40000	0.75391	0.41176	0.62906
O7_02	-	-	0.57143	1.00000
O8_02	0.75000	0.14600	0.52000	1.00000
O8_06	-	-	0.25000	0.28906
O8_07	-	-	0.42857	1.00000
O8_09	0.28571	0.17957	0.58537	0.34889



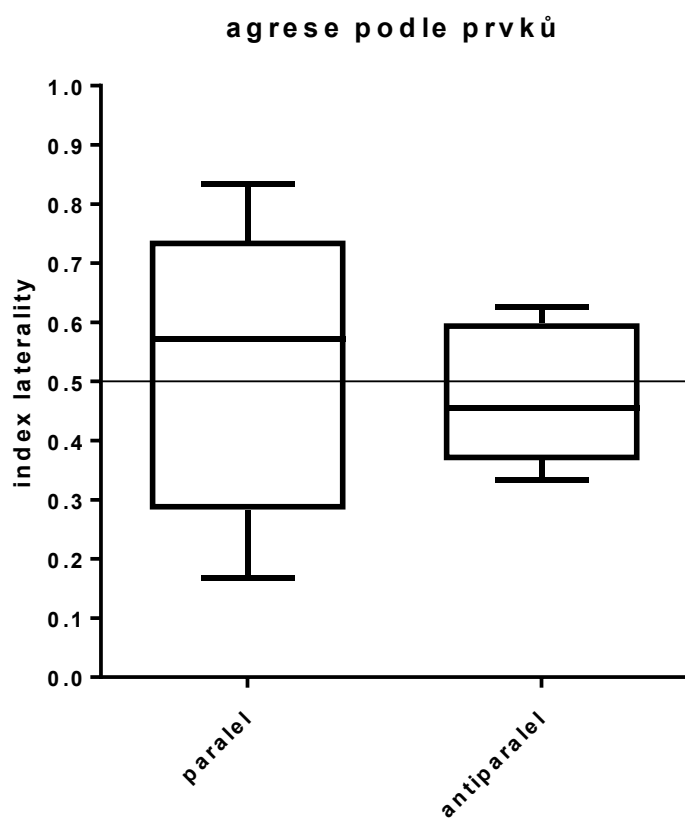
Graf 11. rozdělení jedinců podle míry jejich laterality v agresivním chování. A – pro pozici antiparalel B- pro pozici paralel.



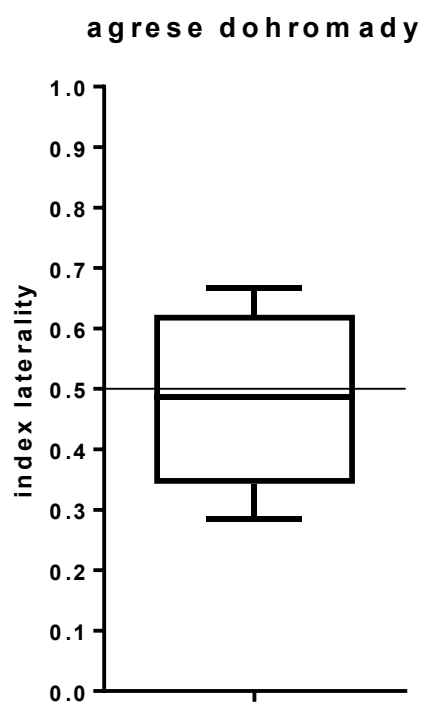
Graf 12. rozdělení jedinců podle míry jejich laterality v agresivním chování.

Populační laterality

Pro agresivní chování nebyla zjištěna laterality na úrovni populace, a to pro jednotlivé pozice ani pro sjednocená data z obou pozic. Výsledky Wilcoxonova testu pro pozici Antiparalel ($S=-21.5$, $N=19$, $\Pr|S|=0.04007$), Paralel ($S=3$, $N=9$, $\Pr|S|=0.7656$) a pro obě pozice dohromady ($S=-19.5$, $N=28$, $\Pr|S|=0.6650$). Viz graf 13 a 14.



Graf 13. populační lateralita v agresivním chování podle pozic



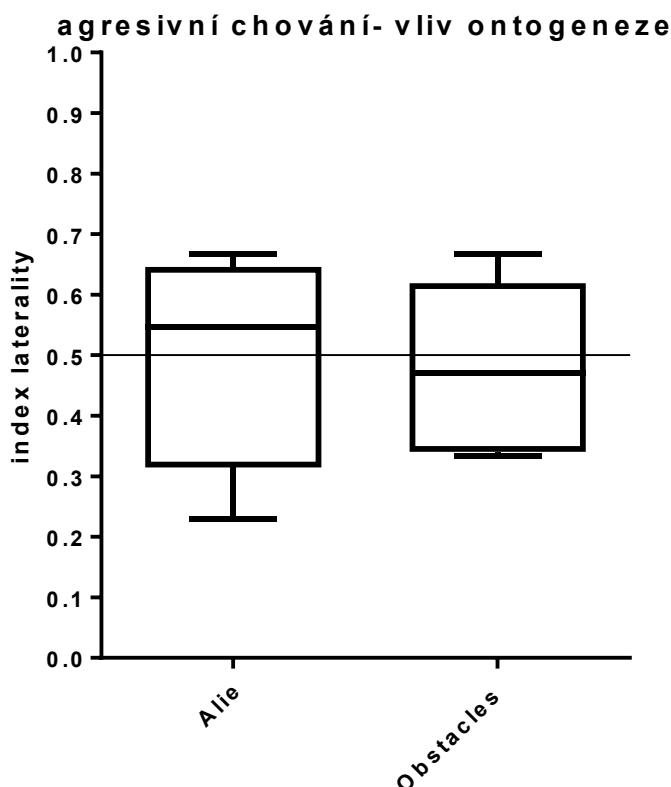
Graf 14. Populační lateralita v agresivním chování pro obě pozice dohromady.

Vliv počtu prvků na lateralitu

Na rozdíl od sociálního hravého chování nebylo prokázáno, že by měl celkový počet zaznamenaných prvků vliv na lateralitu (Pearsonův korelační koeficient $r=0.11455$, $N=43$, $p=0.4645$).

Ovlivnění laterality ontogenezí

Vliv skupiny (obstacles/alie) na stranovou preferenci agresivního chování nebyl signifikantně prokázán (Mann-Whitney U test: $Z = 0.8117$; $N1 = 20$; $N2 = 38$; $p = 0.4169$) viz graf 15.

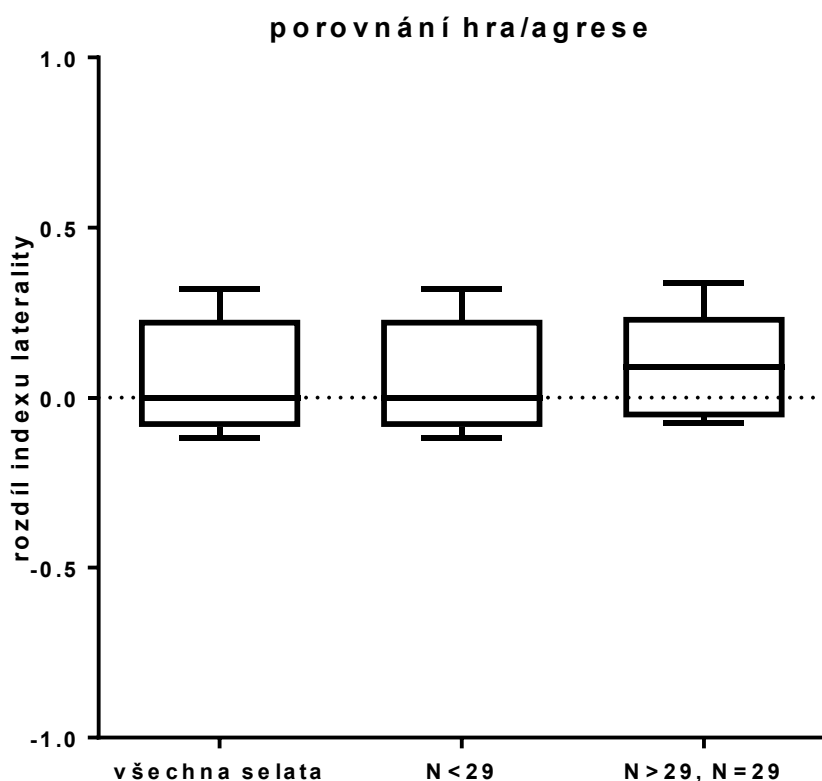


Graf 15. Ovlivnění laterality hravým chováním v ontogenezi. Prasata jsou rozdělena na skupiny A (Alie) a O (obstacles).

Porovnání sociálního herního a agresivního chování

Nebyl prokázán signifikantní rozdíl v míře nebo směru stranové preference mezi sociálním herním a agresivním chováním (Wilcoxonův párový test $S=63$, $N=29$, $Pr|S|=0.1326$). Když jsem však rozdělila porovnávané sociální herní chování podle celkového počtu herních prvků na dvě kategorie (1. méně si hrající prasata, která mají méně než 29 herních záznamů a 2. více si hrající prasata, která mají 29 a více herních záznamů) zjistila jsem signifikantní rozdíl v lateralitě stranové preference mezi agresivním chováním a herním chováním pro více si hrající prasata (Wilcoxonův párový test $S=38$,

N=17, $Pr|S|=0.05$). Signifikantní rozdíl mezi agresivním a herním chováním pro skupinu méně si hrajících prasat nebyl zjištěn (Wilcoxonův párový test $S=63$, $N=29$, $Pr|S|=0.1326$). Viz graf 16.



Graf 16. párové porovnání herního a agresivního chování. 1. porovnání všech selat. 2. porovnání hry méně si hrajících jedinců s agresivním chováním. 3. porovnání hry více si hrajících jedinců s agresivním chováním.

Test opakovatelnosti

Test opakovatelnosti jsem provedla porovnáváním 8 nahrávek, 4 nahrávek individuálního herního chování a 4 nahrávek sociálního chování. Cohenův koeficient kappa pro každé pozorování je vyšší než 0,8 což značí dobrou shodu v zaznamenávaných prvcích. Viz tabulka 4.

Tabulka 4. Hodnoty kappa koeficientu pro jednotlivá porovnání.

	Individuální herní chování	Sociální herní/agresivní chování
1.	$K = 0,95$	$K = 0,90$
2.	$K = 0,93$	$K = 0,88$

3.	$K = 0,98$	$K = 0,93$
4.	$K = 0,95$	$K = 0,87$
průměr	$K = 0,95$	$K = 0,895$

Diskuze

Pro většinu pozorovaných herních prvků chování nebyla prokázána větší míra lateralizovaného chování jak na individuální, tak populační úrovni, rovněž nebyl prokázán vliv předchozí zkušenosti s hravým chováním na lateralitu. Naopak se projevila nakažlivost laterality hravého chování pro individuální herní prvek Runaround. Rovněž byl pozorován pravděpodobný vliv personality na lateralitu sociálního herního chování.

Individuální (lokomoční) prvky chování

Lateralita na individuální a populační úrovni

U sledovaných individuálních herních prvků chování nebyla prokázána významná úroveň individuální preference pro směr rotace. Jen u herního prvku Runaround byla zjištěna signifikantní individuální preference u 24 % jedinců. Pro ostatní individuální herní prvky byla zjištěna signifikantní preference pouze u 5–7 % jedinců (prvky Head toss a Pivot), pro další herní prvky nebyla zjištěna žádná signifikantní preference směru rotace.

Tyto výsledky jsou překvapivé vzhledem k tomu, že v jiných studiích byla zjištěna individuální lateralita pro různé druhy rotačního chování v mnohem větším měřítku. Například u potkanů 90 % jedinců projevuje konzistentně preferenci spontánní rotace při plavání (Glick and Cox 1978) či exploraci, (Noonan and Axelrod 1989). Rovněž většina myši projevuje individuální lateralitu rotace (Schmidt and Lent 1991) Až 90% míra individuální lateralitity byla zjištěna také u lidí (Bracha et al. 1987).

Ve velké části uvedených výzkumů byla zjištěna určitá míra lateralitity rotačních pohybů i na úrovni populace, obzvláště u hlodavců (Uziel et al. 1998), (Glick and Ross 1981), vodních savců (Canning et al. 2011), (Silber and Fertl 1995) a lidí (Güneş and Nalçacı 2006), (Lenoir et al. 2006). Tyto výsledky jsou značně nekonzistentní v míře i směru zjištěné preference rotace, stejně jako faktorů, které individuální lateralitu ovlivňují. Prozatím žádná studie nezkoumala lateralitu v hravém chování u zvířat, několik prací se však věnovalo lateralitě rotací pro chování podobné hře u lidí. Lateralita byla zkoumána i pro varianty prvků Pivot a Runaround, které jsme rovněž zkoumala v této práci. Pro oba tyto prvky chování byla zjištěna signifikantní preference rotace vlevo na úrovni populace (Day and Day 1997). Přestože se výsledky tohoto výzkumu lišily podle pracoviště, kde byly prováděny pokusy, většina jedinců projevila individuální preferenci rotačního chování, což je s našimi zjištěními v rozporu. Je tedy možné, že z hlediska lateralitity jednotlivých prvků záleží na jejich kontextu

Rozpor mezi námi zjištěnou mírou lateralitity rotačních pohybů na individuální a populační úrovni a dosavadními zjištěními uvedenými v literatuře může být způsoben následujícími důvody

1. Lateralita je druhově specifická. Pro podobný test byla dokonce pozorována rozdílná míra lateralit rotačního chování u dvou laboratorních kmenů potkanů (Glick and Ross 1981), (Sherman et al. 1980), na druhou stranu u vodních savců byla prokázána podobná míra lateralizovaného chování u delfínů a kosticovců (Silber and Fertl 1995) Clapham et al. 1995). Nicméně individuální lateralita rotačních pohybů různého druhu byla prokázána u mnoha živočišných druhů a bylo by proto překvapivé, že by zrovna prasata preferenci pro směr rotace neprojevovala.
2. Při výzkumu nebyl proveden sběr dostatečného množství dat. Tuto možnost, jako jeden z důvodů, proč byla zjištěna nižší míra individuální lateralit, uvádějí autoři i v jiných článcích (Uziel et al. 1996). U každého jednoho prasete jsme pro herní prvek Runaround zaznamenali 8 až 66 prvků, průměrný počet herních prvků Runaround na jedno prase pak byl 26 herních prvků. V porovnání s pracemi, v kterých je získaný počet herních prvků uveden (30 resp. 50 herních prvků na jedince) (Güneş and Nalçacı 2006), (Yazgan et al. 1996) je sice námi získaný soubor dat o něco menší, nicméně rozdíl nepovažuji za příliš významný. V práci (Güneş and Nalçacı 2006) byla lateralita signifikantní u výrazně vyššího množství jedinců než v naší práci, rozdíl v počtu získaných herních prvků je přitom zanedbatelný. Většina dalších prací uvádí jen počty pozorovaných zvířat, případně pozorovaný čas nikoliv počty herních prvků (Glick and Ross 1981). Přestože tedy není možné faktor malého množství získaných dat zcela vyloučit, domnívám se, že nehraje zásadní roli.
3. Odlišnost zkoumaného chování. Vzhledem k tomu, že se již v mnoha studiích prokázalo, že lateralita rotačních pohybů u jednotlivých prvků chování spolu vzájemně nesouvisí, a i pro podobné druhy rotací vykazují jedinci rozdílnou míru lateralit, je tato možnost velice pravděpodobná. Jelikož zatím žádný z výzkumů nesledoval lateralitu v hravém chování je možné, že rotační pohyby v tomto kontextu jsou spíše symetrické.

Je tedy pravděpodobné, že prasata neprojeví lateralitu na individuální ani populační úrovni. Podle (Corballis 1989) není symetrie přirozená vlastnost organismů, ale jeho adaptací. Pro organismus je výhodné reagovat na náhlé situace (např. útok predátora) z obou stran stejně. Jelikož i hra má pro organismus svoji adaptivní hodnotu (byť teorie o její funkci zatím nejsou jednoznačně prokázány), spekuluje se například o zlepšování pohybových dovedností, nácviku na nečekané události pomocí hravého chování. Je tedy možné, že pro herní chování jako možný trénink na pozdější události, bude také výhodná symetrie chování. Není však možné zcela vyloučit, že pro projevení lateralit na

individuální nebo populační úrovni byl počet pořízených záznamů příliš nízký, případně že hrají roli oba zmiňované faktory současně.

Aspekty ovlivňující lateralitu

Nejjednodušeji by se dal rozdíl v počtu signifikantně lateralizovaných jedinců mezi prvkem Runaround a ostatními individuálními herními prvky vysvětlit tím, že prvek Runaround byl vůbec nejčastěji zaznamenávaným individuálním herním prvkem, a proto se mohla individuální lateralita projevit nejvíce. Při porovnání druhého nečastějšího prvku chování, pro který byla prokázána významná individuální preference u 7 % jedinců a ostatních herních prvků se však nezdá, že by měl počet zaznamenaných prvků tak výrazný vliv na počet individuálně lateralizovaných jedinců. Rovněž pro sociální herní chování nebyla zjištěna významná míra individuální laterality a jelikož pro sociální herní chování bylo získáno více záznamů než pro individuální herní prvek Runaround, znovu to vyvrací teorii, že zvýšený počet lateralizovaných jedinců lze vysvětlit jen vyšším počtem záznamů tohoto chování.

Rozpor mezi individuálním herním prvkem Runaround a ostatními herními prvky v zjištěné míře individuální laterality rotačních pohybů může být způsoben tím, že herní prvek Runaround je, na rozdíl od ostatních individuálních (lokomočních) herních prvků alespoň částečně sociálně ovlivněný. Míra laterality se tudíž může, v závislosti na sociálnosti prvku, měnit. Dalším důvodem toho rozdílu může být fakt, že lateralita pro prvek Runaround je ovlivněna příslušností k vrhu což může být odrazem toho, že je toto chování ve skupině nakažlivé. Tudíž je možné, že silněji lateralizovaní jedinci ovlivňují svou přítomností ostatní jedince ve vrhu, kteří poté v závislosti na nich provádějí herní prvek Runaround ve směru preferovaném pro silněji lateralizované jedince. Zjištěná míra individuální laterality u některých jedinců tedy nemusí odpovídat jejich vlastní preferenci pro toto chování. Podobné ovlivnění individuální laterality nejsilněji lateralizovaným jedincem bylo pozorováno u delfínů (Sobel, Supin, and Myslobodsky 1994). Pro tuto hypotézu by hovořil i fakt, že u prasat byla pozorována nakažlivost individuálního hravého chování (Brown et al. 2018). Z našich výsledků by tedy vyplývalo, že nakažlivé nemusí být jen samotné hravé chování, ale i preference strany rotace v tomto chování. Zvýšená lateralita uvnitř jednotlivých vrhů by mohla být způsobena také dědičností určité preference a nemusela by tedy souviset s její nakažlivostí. Dědičnost laterality pro určité chování je prokázána například u myši (Nielsen et al. 1997) a šimpanzů (Hopkins, Adams, and Weiss 2013) ale zatím nebyla zkoumána pro rotační chování. Ve snaze odstínit možný efekt sociální nakažlivosti lateralizovaného chování jsem také hodnotila jen nejsignifikantněji lateralizovaného jedince v každém vrhu. Zjistila jsem signifikantní individuální lateralitu u 17 % (60 % vpravo, 40 % vlevo) prasat, což je v porovnání s ostatními herními prvky stále mnohem vyšší míra lateralizace. Nedá se tedy vyloučit žádný z uvedených faktorů

Pro rotační prvky individuálního herního chování se neprokázala významná souvislost lateralit herních prvků, což v podstatě odpovídá předešlým výzkumům (Day and Day 1997). To naznačuje, že mohou existovat vícečetné nervové mechanismy, které jsou základem různých aspektů lateralit včetně lateralit herního chování.

Vliv zkušenosti s hravým chováním v ontogenezi na lateralitu rotačního chování se rovněž nepotvrdil. U lateralit chování však bylo prokázáno, že rozdílný ontogenetický vývoj způsobený například chovem v obohaceném prostředí (Denenberg 1981) nebo pomocí neobvyklé manipulace (Tang and Verstynen 2002) má vliv na lateralitu jedinců. Tato zjištění podporují hypotézu, že individuální hravé chování, na rozdíl od jiných druhů chování, má tendenci být spíše symetrické.

Sociální prvky chování

Sociální herní chování

Pro sociální prvky herního chování rovněž nebyla zjištěna významná míra individuální lateralit, jen 3 % prasat projevovalo signifikantní stranovou preferenci. Nicméně pro skupinu více hrajících prasat byla signifikantně prokázána mírná preference směru vlevo na úrovni populace. V předchozích studiích byla zjištěna preference pro sledování matky levým okem ve vztahu matka mládě (Giljov et al. 2018), (Karenina et al. 2017) zdá se však, že se tato levostranná preference může vyskytovat i u příbuzných jedinců obecně (Stukenborg et al. 2012). Minimálně u koní tedy nemusí být pravá mozková hemisféra specializována na zpracování agonistických a stresových situací, ale spíše na zpracování sociálních interakcí obecně (Stukenborg et al. 2012).

Je však otázka, proč se tato preference projevila jen u více si hrajících selat. Může to být tím, že personalita ovlivňuje lateralitu jedince, to bylo prokázáno u kosmanů a šimpanzů (Cameron and Rogers 1999), (Hopkins and Bennett 1994), (Rogers 2009). Jako proaktivní byli v těchto výzkumech definováni pravorukí jedinci, ve srovnání s levorukými jedinci vykazovali vyšší míru exploračního chování a méně strachu, celkově byli aktivnější. Podobně byli i potkani projevující preferenci rotace vpravo aktivnější než jedinci preferující směr otáčení vlevo (Glick and Ross 1981). Celková aktivita by tedy mohla souviset i s lateralitou rotací v hravém chování. Případně může tento rozdíl souviset jen s nižším počtem prvků u méně si hrajících jedinců. Tato problematika by vyžadovala další zkoumání abychom mohli potvrdit nebo vyvrátit některou z těchto hypotéz.

Pro skupinu více si hrajících prasat byl rovněž nalezen signifikantní rozdíl mezi sociálním hravým chováním a agresí. Pro agresivní chování prasata na populační úrovni neprojevují lateralitu, pro hravé chování projevují více si hravá selata preferenci levé strany. Je tak možné, že preferovaná strana se liší podle sociální situace, ale vzhledem k tomu, že pro agresivní chování máme oproti sociální hře výrazně méně záznamů, může být toto porovnání zavádějící.

Stejně jako u Individuálních herních prvků se pro žádný aspekt sociálního chování neprojevil vliv předchozí hravé zkušenosti na lateralitu rotačního chování.

Sociální agresivní chování

Pro agresivní chování neprojevilo žádné z pozorovaných prasat stranovou preferenci na individuální úrovni. Taktéž nebyla pozorována stranová preference na populační úrovni lateralita se pro agresivní chování pravděpodobně neprojevuje, ale pro ověření tohoto zjištění by bylo vhodné zpracovat rozsáhlejší soubor dat. Zatím žádná studie nezkoumala lateralitu v agresivním chování, někteří autoři však pozorovali, zda se lateralizace projeví při posuzování kvality oponenta. (Jennings 2012) zjistili, že lateralita se při agresivním souboji u daňků neprojevuje, projevuje se však při rozhodování o ukončení bojů. Podle autorů je možné, že lateralizace zlepšuje zpracování komplexních kognitivních schopností ve vizuálním vnímání a je tak efektivní prostředek k posuzování oponenta.

Závěr

Tato diplomová práce neprokázala významnou úroveň lateralit na individuální ani populační úrovni v individuálním (lokomočním) chování prasat. Jedním z možných vysvětlení je, že ač se lateralita projevuje v rotačním chování prvků chování podobné hře, v herní situaci je pro prasata spíše výhodné být symetrický.

S pravděpodobností hraničící s významností jsem našla souvislost mezi lateralitou individuálního herního chování a příslušností k vrhu. Aby se jasně prokázalo, zda je tato souvislost dána geneticky, nebo zda je lateralizované chování ve skupině nakažlivé, bylo by potřeba dalších studií. Zároveň jsem zjistila, že individuální prvky herního chování u prasat spolu s lateralitou vzájemně nesouvisí.

V sociálním herním chování jsem naopak prokázala mírnou preferenci levé strany na úrovni populace. Jelikož se toto chování projevilo pouze u jedinců více si hrajících nabízí se interpretace, že lateralizované chování ovlivňuje personalita jedince a jedinci celkově aktivnější, kteří si také více hrají, projevují v sociálním chování stranovou preferenci vlevo. Je však také možné, že je tento rozdíl způsoben jen nedostatečností dat u méně si hrajících jedinců.

Jelikož se zatím žádná studie nezaměřila na lateralitu v hravém chování, nemám bohužel s čím zjištění své diplomové práce relevantně porovnat. Doufám proto, že se lateralita v herním chování stane zajímavým tématem a více studií přinese na otázky mnou nezodpovězené uspokojivé odpovědi.

Zdroje

- Annett, Marian. 2002. *Handedness and Brain Asymmetry: The Right Shift Theory*.
- Auger, A. P. and K. M. Olesen. 2009. "Brain Sex Differences and the Organisation of Juvenile Social Play Behaviour." *Journal of Neuroendocrinology* 21(6):519–25.
- Austin, N. P. and L. J. Rogers. 2007. "Asymmetry of Flight and Escape Turning Responses in Horses." *Laterality* 12(5):464–74.
- Bekoff, Marc and Colin Allen. 1997. "Intentional Communication and Social Play: How and Why Animals Negotiate and Agree to Play." *Animal Play: Evolutionary, Comparative, and Ecological Perspectives* (1997):97–114.
- Bekoff, Marc and John A. Byers. 1998. "Animal Play: Evolutionary, Comparative, and Ecological Perspectives." i:274.
- Bracha, H. Stefan, David J. Seitz, John Otemaa, and Stanley D. Glick. 1987. "Rotational Movement (Circling) in Normal Humans: Sex Difference and Relationship to Hand, Foot and Eye Preference." *Brain Research* 411(2):231–35.
- Brown, S. M., R. Peters, I. M. Nevison, and A. B. Lawrence. 2018. "Playful Pigs: Evidence of Consistency and Change in Play Depending on Litter and Developmental Stage." *Applied Animal Behaviour Science* 198:36–43.
- Brown, Sarah Mills, Michael Klaffenböck, Ian Macleod Nevison, and Alistair Burnett Lawrence. 2015a. "Evidence for Litter Differences in Play Behaviour in Pre-Weaned Pigs." *Applied Animal Behaviour Science* 172:17–25.
- Brown, Sarah Mills, Michael Klaffenböck, Ian Macleod Nevison, and Alistair Burnett Lawrence. 2015b. "Evidence for Litter Differences in Play Behaviour in Pre-Weaned Pigs." *Applied Animal Behaviour Science* 172:17–25.
- Burghardt, Gordon. 2005. *The Genesis of Animal Play : Testing the Limits Genesis of Animal Play : Testing the Limits*.
- Byers, John A. and Curt Walker. 1995. "Refining the Motor Training Hypothesis for the Evolution of Play." *The American Naturalist* 146(1):25–40.
- Cameron, R. and L. J. Rogers. 1999. "Hand Preference of the Common Marmoset (*Callithrix jacchus*): Problem Solving and Responses in a Novel Setting." *Journal of Comparative ...* 113(2):149–57.
- Canning, Claire et al. 2011. "Population-Level Lateralized Feeding Behaviour in North Atlantic Humpback Whales, *Megaptera novaeangliae*." *Animal Behaviour* 82(4):901–9.
- Corballis, M. C. 1989. "Laterality and Human Evolution." *Psychological Review* 96(3):492–505.
- Corballis, Michael C. 2003. "From Mouth to Hand: Gesture, Speech, and the Evolution of Right-Handedness." *The Behavioral and Brain Sciences* 26(2):199–208; discussion 208–60.
- Corballis, Michael C. 2009. "The Evolution and Genetics of Cerebral Asymmetry." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 364(1519):867–79.
- D'Eath, Richard B. 2005. "Socialising Piglets before Weaning Improves Social Hierarchy Formation When Pigs Are Mixed Post-Weaning." *Applied Animal Behaviour Science* 93(3–4):199–211.
- Denenberg, Victor H. 1981. "Hemispheric Laterality in Animals and the Effects of Early Experience." *Behavioral and Brain Sciences* 4(01):1.

- Donaldson, Tammy M., Ruth C. Newberry, Marek Špinka, and Sylvie Cloutier. 2002. "Effects of Early Play Experience on Play Behaviour of Piglets after Weaning." *Applied Animal Behaviour Science* 79(3):221–31.
- Filgueiras, Cláudio C. and Alex C. Manhães. 2004. "Effects of Callosal Agenesis on Rotational Side Preference of BALB/CCF Mice in the Free Swimming Test." *Behavioural Brain Research* 155(1):13–25.
- Filgueiras, Cláudio C., Anderson Ribeiro-Carvalho, Fernanda Nunes, Yael Abreu-Villaça, and Alex C. Manhães. 2009. "Early Ethanol Exposure in Mice Increases Laterality of Rotational Side Preference in the Free-Swimming Test." *Pharmacology Biochemistry and Behavior* 93(2):148–54.
- Giljov, Andrey, Karina Karenina, and Yegor Malashichev. 2018. "Facing Each Other: Mammal Mothers and Infants Prefer the Position Favours Right Hemisphere Processing." *Biology Letters* 14(1):20170707.
- Glick, SD and RM Shapiro. 1985. "Functional and Neurochemical Mechanisms of Cerebral Lateralization in Rats." *Cerebral Lateralization in*
- Glick, Stanley D. and Russell D. Cox. 1978. "Nocturnal Rotation in Normal Rats: Correlation with Amphetamine-Induced Rotation and Effects of Nigro-Striatal Lesions." *Brain Research* 150(1):149–61.
- Glick, Stanley D. and David A. Ross. 1981. "Right-Sided Population Bias and Lateralization of Activity in Normal Rats." *Brain Research* 205(1):222–25.
- Golomer, E., F. Rosey, H. Dizac, C. Mertz, and J. Fagard. 2009. "The Influence of Classical Dance Training on Preferred Supporting Leg and Whole Body Turning Bias." *Laterality* 14(2):165–77.
- Gordon, Irit, Moshe Rehavi, and Matti Mintz. 1994. "Bilateral Imbalance in Striatal DA-Uptake Controls Rotation Behavior." *Brain Research* 646(2):207–10.
- Güneş, Emel and Erhan Nalçacı. 2006. "Directional Preferences in Turning Behavior of Girls and Boys." *Perceptual and Motor Skills* 102(2):352–57.
- Güntürkün, Onur et al. 2000. "Asymmetry Pays: Visual Lateralization Improves Discrimination Success in Pigeons." *Current Biology* 10(17):1079–81.
- Hopkins, W. D., M. J. Adams, and A. Weiss. 2013. "Genetic and Environmental Contributions to the Expression of Handedness in Chimpanzees (Pan Troglodytes)." *Genes, Brain, and Behavior* 12(4):446–52.
- Hopkins, William D. and Allyson J. Bennett. 1994. "Handedness and Approach-Avoidance Behavior in Chimpanzees (Pan)." *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 20(4):413–18.
- Iwaniuk, A., Nelson, J., Pellis, S. 2001. "Do Big Brained Animals Play More? Comparative Analysis of Play and Relative Brain Size in Mammals." *Journal of Comparative Psychology* 115(1):29–41.
- Jennings, Dómnall J. 2012. "Right-Sided Bias in Fallow Deer Terminating Parallel Walks: Evidence for Lateralization during a Lateral Display." *Animal Behaviour* 83(6):1427–32.
- de Jonge, Francien H., Hetty Boleij, Annemarie M. Baars, Suzan Dudink, and Berry M. Spruijt. 2008. "Music during Play-Time: Using Context Conditioning as a Tool to Improve Welfare in Piglets." *Applied Animal Behaviour Science* 115(3–4):138–48.
- Jozet-Alves, Christelle, Sébastien Romagny, Cécile Bellanger, and Ludovic Dickel. 2012. "Cerebral

- Correlates of Visual Lateralization in Sepia." *Behavioural Brain Research* 234(1):20–25.
- Karenina, Karina, Andrey Giljov, Janeane Ingram, Victoria J. Rowntree, and Yegor Malashichev. 2017. "Lateralization of Mother–infant Interactions in a Diverse Range of Mammal Species." *Nature Ecology & Evolution* 1(2):0030.
- Kuba, MJ, RA Byrne, ... DV Meisel-Journal of comparative, and Undefined 2006. 2006. "When Do Octopuses Play? Effects of Repeated Testing, Object Type, Age, and Food Deprivation on Object Play in Octopus Vulgaris." *Journal of Comparative Psychology* 120(3):184–90.
- Laska, Matthias and Mirjam Tutsch. 2000. "Laterality of Tail Resting Posture in Three Species of New World Primates." *Neuropsychologia* 38(7):1040–46.
- Levy, Jerre. 1977. "THE MAMMALIAN BRAIN AND THE ADAPTIVE ADVANTAGE OF CEREBRAL ASYMMETRY." *Annals of the New York Academy of Sciences* 299(1 Evolution and):264–72.
- Löscher, Wolfgang. 2010. "Abnormal Circling Behavior in Rat Mutants and Its Relevance to Model Specific Brain Dysfunctions." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 34(1):31–49.
- MacNeilage, Peter F., Lesley J. Rogers, and Giorgio Vallortigara. 2009. "Origins of the Left & Right Brain." *Scientific American* 301(1):60–67.
- MacNeilage, Peter F., Michael G. Studdert-Kennedy, and Bjorn Lindblom. 1987. "Primate Handedness Reconsidered." *Behavioral and Brain Sciences* 10(02):247.
- Macneilage, PF, MG Studdertkennsedy, and B. Lindblom. 1991. "PRIMATE HANDEDNESS RECONSIDERED." *BEHAVIORAL AND BRAIN SCIENCES* 14(2):338–338.
- Mancini, Giada and Elisabetta Palagi. 2009. "Play and Social Dynamics in a Captive Herd of Gelada Baboons (*Theropithecus Gelada*)." *Behavioural Processes* 82(3):286–92.
- Martin, Jessica E., Sarah H. Ison, and Emma M. Baxter. 2015. "The Influence of Neonatal Environment on Piglet Play Behaviour and Post-Weaning Social and Cognitive Development." *Applied Animal Behaviour Science* 163:69–79.
- McGrew, W. C. and L. F. Marchant. 1999. "Laterality of Hand Use Pays off in Foraging Success for Wild Chimpanzees." *Primates* 40(3):509–13.
- Mohr, C., P. Brugger, H. S. Bracha, T. Landis, and I. Viaud-Delmon. 2004. "Human Side Preferences in Three Different Whole-Body Movement Tasks." *Behavioural Brain Research* 151(1–2):321–26.
- Nalçacı, E., C. Kalaycioğlu, M. Çiçek, and Y. Genç. 2001. "The Relationship Between Handedness and Fine Motor Performance." *Cortex* 37(4):493–500.
- Newberry, R. C., D. G. M. Wood-Gush, and J. W. Hall. 1988. "Playful Behaviour of Piglets." *Behavioural Processes* 17(3):205–16.
- Oliveira, Ana Flora Sarti, André Oliveira Rossi, Luana Finocchiaro Romualdo Silva, Michele Correa Lau, and Rodrigo Egydio Barreto. 2010a. "Play Behaviour in Nonhuman Animals and the Animal Welfare Issue." *Journal of Ethology* 28(1):1–5.
- Oliveira, Ana Flora Sarti, André Oliveira Rossi, Luana Finocchiaro Romualdo Silva, Michele Correa Lau, and Rodrigo Egydio Barreto. 2010b. "Play Behaviour in Nonhuman Animals and the Animal Welfare Issue." *Journal of Ethology* 28(1):1–5.
- Pal, Sunil Kumar. 2010. "Play Behaviour during Early Ontogeny in Free-Ranging Dogs (*Canis Familiaris*)." *Applied Animal Behaviour Science* 126(3–4):140–53.

- Palagi, Elisabetta. 2007. "Play at Work: Revisiting Data Focusing on Chimpanzees (*Pan Troglodytes*).*" J Anthropol Sci* 85(January 2007):63–81.
- Petrů, M., M. Špinka, S. Lhota, and P. Šípek. 2008. "Head Rotations in the Play of Hanuman Langurs (*Semnopithecus Entellus*): Description and Analysis of Function." *Journal of Comparative ...* 122(1):9–18.
- Pfannkuche, Kristina A., Anke Bouma, and Ton G. G. Groothuis. 2009. "Does Testosterone Affect Lateralization of Brain and Behaviour? A Meta-Analysis in Humans and Other Animal Species." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 364(1519):929–42.
- Quaranta, A., M. Siniscalchi, and G. Vallortigara. 2007. "Asymmetric Tail-Wagging Responses by Dogs to Different Emotive Stimuli." *Current Biology : CB* 17(6):R199-201.
- Rauw, Wendy Mercedes. 2013. "A Note on the Consistency of a Behavioral Play Marker in Piglets." *Journal of Animal Science and Biotechnology* 4(1):33.
- Ringo, J. L., R. W. Doty, S. Demeter, and P. Y. Simard. 1994. "Time Is of the Essence: A Conjecture That Hemispheric Specialization Arises from Interhemispheric Conduction Delay." *Cerebral Cortex* 4(4):331–43.
- Rogers, L. J. 2000. "Evolution of Hemispheric Specialization: Advantages and Disadvantages." *Brain and Language* 73(2):236–53.
- Rogers, Lesley J. 2014. "Asymmetry of Brain and Behavior in Animals: Its Development, Function, and Human Relevance." *Genesis (New York, N.Y. : 2000)* 52(6):555–71.
- Rogers, Lesley J. 2009. "Hand and Paw Preferences in Relation to the Lateralized Brain." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 364(1519):943–54.
- Rogers, LJ and R. Andrew. 2002. "Comparative Vertebrate Lateralization."
- Sherman, Gordon F., James A. Garbanati, Glenn D. Rosen, David A. Yutzey, and Victor I. L. Denenberg. 1980. *BRAIN AND BEHAVIORAL ASYMMETRIES FOR SPATIAL PREFERENCE IN RATS*. Vol. 192.
- Sobel, N., A. Ya. Supin, and M. S. Myslobodsky. 1994. "Rotational Swimming Tendencies in the Dolphin (*Tursiops Truncatus*).*" Behavioural Brain Research* 65(1):41–45.
- Spinka, Marek, Ruth C. Newberry, and Marc Bekoff. 2001. "Mammalian Play: Training for the Unexpected." *The Quarterly Review of Biology* 76(2):141–68.
- Stukenborg, Andreas et al. 2012. "Heritabilities of Agonistic Behavioural Traits in Pigs and Their Relationships within and between Different Age Groups." *Livestock Science* 149(1–2):25–32.
- Tang, Akaysha C. and Timothy Verstynen. 2002. "Early Life Environment Modulates 'Handedness' in Rats." *Behavioural Brain Research* 131(1–2):1–7.
- THOMPSON, KATERINA V. 1996. "Play-Partner Preferences and the Function of Social Play in Infant Sable Antelope, *Hippotragus Niger*." *Animal Behaviour* 52(6):1143–55.
- Ungerstedt, Urban and Gordon W. Arbuthnott. 1970. "Quantitative Recording of Rotational Behavior in Rats after 6-Hydroxy-Dopamine Lesions of the Nigrostriatal Dopamine System." *Brain Research* 24(3):485–93.
- Uziel, Daniela, M. C. Lopes-Conceição, R. R. Luiz, and R. Lent. 1996. "Lateralization of Rotational Behavior in Developing and Adult Hamsters." *Behavioural Brain Research* 75(1–2):169–77.
- Uziel, Daniela, M. Cecilia Lopes-Conceição, David Simpson, and Roberto Lent. 1998. "Ontogenesis of

- Lateralized Rotational Behavior in Hamsters: A Time Series Study." *Behavioural Brain Research* 92(1):47–53.
- Vallortigara, G., L. J. Rogers, a Bisazza, G. Lippolis, and a Robins. 1998. "Complementary Right and Left Hemifield Use for Predatory and Agonistic Behaviour in Toads." *Neuroreport* 9(14):3341–44.
- Vallortigara, Giorgio. 2006a. "Cerebral Lateralization: A Common Theme in the Organization of the Vertebrate Brain." *Cortex* 42(1):5–7.
- Vallortigara, Giorgio. 2006b. "The Evolutionary Psychology of Left and Right: Costs and Benefits of Lateralization." *Developmental Psychobiology* 48(6):418–27.
- Vallortigara, Giorgio and Elisabetta Versace. 2017. "Laterality at the Neural, Cognitive, and Behavioral Levels." Pp. 557–77 in *APA handbook of comparative psychology: Basic concepts, methods, neural substrate, and behavior*. Washington: American Psychological Association.
- Westergaard, G. C., G. Byrne, and S. J. Suomi. 1998. "Early Lateral Bias in Tufted Capuchins (*Cebus Apella*)." *Developmental Psychobiology* 32(1):45–50.
- Westergaard, G. C. and S. J. Suomi. 1996. "Lateral Bias for Rotational Behavior in Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus Apella*)." *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C. : 1983)* 110(2):199–202.
- Wiper, Mallory L. 2017. "Evolutionary and Mechanistic Drivers of Laterality: A Review and New Synthesis." *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition* 22(6):740–70.
- Yang, Chung-Hsuan et al. 2018. "Pre-Weaning Environmental Enrichment Increases Piglets' Object Play Behaviour on a Large Scale Commercial Pig Farm." *Applied Animal Behaviour Science* 202:7–12.
- Yazgan, M. Yanki, James F. Leckman, and Bruce E. Wexler. 1996. "A Direct Observational Measure of Whole Body Turning Bias." *Cortex* 32(1):173–76.
- Yuan, Peng, Ana M. Daugherty, and Naftali Raz. 2014. "Turning Bias in Virtual Spatial Navigation: Age-Related Differences and Neuroanatomical Correlates." *Biological Psychology* 96:8–19.